



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

### About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>





ARC  
0828  
.b

252.8

HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOOLOGY.

N<sup>o</sup> 4383

GIFT OF

ALEX. AGASSIZ.

May 11, 1897 - January 6, 1898.













# ARCHIV

FÜR

## ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

FORTSETZUNG DES VON REIL, REIL U. AUTENRIETH, J. F. MECKEL, JOH. MÜLLER,  
REICHERT U. DU BOIS-REYMOND HERAUSGEGEBENEN ARCHIVES.

HERAUSGEGEBEN  
VON  
DR. WILHELM HIS,  
PROFESSOR DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG,  
UND  
DER PHYSIOLOGISCHEN GESELLSCHAFT ZU BERLIN.  
JAHRGANG 1897.  
ANATOMISCHE ABTHEILUNG.

---

LEIPZIG,  
VERLAG VON VEIT & COMP.  
1897.

**A R C H I V**  
FÜR  
**ANATOMIE**  
UND  
**ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.**

ANATOMISCHE ABTHEILUNG DES  
ARCHIVES FÜR ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE,  
ZUGLEICH FORTSETZUNG DER  
ZEITSCHRIFT FÜR ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON  
PROF. W. FLEMMING IN KIEL, PROF. A. FRORIEP IN TÜBINGEN, PROF. C. HASSE IN BRESLAU, PROF.  
V. HENSEN IN KIEL, PROF. J. KOLLMANN IN BASEL, PROF. C. V. KUPFFER IN MÜNCHEN, PROF.  
G. RETZIUS IN STOCKHOLM, PROF. L. STIEDA IN KÖNIGSBERG, PROF. HERM. WELCKER IN HALLE,

HERAUSGEGEBEN  
VON  
DR. WILHELM HIS,  
PROFESSOR DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG.

**JAHRGANG 1897.**

MIT ABBILDUNGEN IM TEXT UND EINUNDZWANZIG TAFELN.

---

**LEIPZIG,**  
**VERLAG VON VEIT & COMP.**  
1897.

**Druck von Metzger & Wittig in Leipzig.**

# Inhalt.

	Seite
WILHELM HIS, Ueber den Keimhof oder Periblast der Selachier. Eine histogenetische Studie. I. . . . .	1
M. v. LENHOSSÁK, Beiträge zur Kenntniss der Zwischenzellen des Hodens. (Hierzu Taf. I.) . . . . .	65
R. ALTMANN, Die vitalen Leistungen des Organismus . . . . .	86
EDUOLF FICK, Bemerkungen zu M. Heidenhain's Spannungsgesetz . . . .	97
ERWIN HOEHL, Zur Histologie des adenoiden Gewebes. (Hierzu Taf. II u. III.)	138
GEORG RÜHLE, Ueber die Membrana propria der Harncanälchen und ihre Beziehung zu dem interstitiellen Gewebe der Niere. (Hierzu Taf. IV.) . . .	158
W. FLEMING, Ueber die Entwicklung der collagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugethieren. (Hierzu Taf. V u. VI.) . . . . .	171
J. F. GEMMILL, Ueber die Entstehung des Müller'schen Ganges in Amphibien. (Hierzu Taf. VII u. VIII.) . . . . .	191
FRANZ KREIBEL, Noch einmal zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Menschen. (Eine Erwiderung auf Nagel's gleich betitelten Aufsatz.) . .	201
HANS HELD, Beiträge zur Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. Zweite Abhandlung. (Hierzu Taf. IX—XII.) . . . . .	204
PAUL DÖMÉNY, Entwicklung und Bau der Bursae mucosae. (Hierzu Taf. XIII u. XIV.) . . . . .	295
W. v. BECHTEREW, Ueber die Kerne der mit den Augenbewegungen in Beziehung stehenden Nerven (des Oculomotorius, Abducens und Trochlearis) und über die Verbindung derselben unter einander . . . . .	307
F. P. TRAMER, Ueber abnormen Tiefstand des Bauchfelles im Douglas'schen Raume beim Manne. (Hierzu Taf. XV.) . . . . .	318
F. LEYDIG, Einige Bemerkungen über das Stäbchenroth der Netzhaut . . . .	385
HANS HELD, Eine Kühl- und Wärmevorrichtung am Mikrotom für Paraffinschnitte	345
HANS HELD, Zur Kenntniss der peripheren Gehörleitung. (Hierzu Taf. XVI.) .	350
GUNNAR NYSTRÖM, Ueber die Lymphbahnen des Herzens. (Hierzu Taf. XVII.) .	361
WALTER KRAUS, Zur Topographie der Windungen, Furchen und Ganglien des Grosshirns. (Hierzu Taf. XVIII u. XIX.) . . . . .	379
WILHELM HIS, Die Umschliessung der menschlichen Frucht während der frühesten Zeiten der Schwangerschaft. (Hierzu Taf. XX u. XXI.) . . . . .	399
F. LEYDIG, Der reizleitende Theil des Nervengewebes . . . . .	481





MAY 11 1897

## Ueber den Keimhof oder Periblast der Selachier.

Eine histogenetische Studie

von

Wilhelm His.

I.

---

Am diesjährigen Anatomencongress in Berlin hat Herr Sobotta Photographien und Praeparate betreffend die frühere Entwicklung von *Belone* demonstriert und an diesem vorzüglichen Material gezeigt, wie die am Rande des gefurchten Keimes gelegenen Zellen sich von einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung ab rasch vergrössern, und wie sie, mit einander verschmelzend, einen kernhaltigen Protoplasmaring bilden, das Syneytium der Hans Virchow'schen Schule.<sup>1</sup> Bei der Discussion über die Sobotta'sche Mittheilung habe ich meine Ueberzeugung ausgesprochen, dass es sich hier um einen allgemeinen Vorgang handle, und ich habe an Beobachtungen angeknüpft, die ich selber vor 2 Jahren an Selachiereiern angestellt hatte. Diese Beobachtungen hatten mich endgültig zu der Ueberzeugung bekehrt, dass die in der Umgebung des gefurchten Keimes, anscheinend frei im Dotter liegenden Kerne aus Zellen des Keimes abstammen. Für die Knochenfische hatten 1885 zuerst Agassiz und Whitman den zuverlässigen Nachweis eines solchen Uebertrittes geliefert, und ihnen hat sich in der Folge eine Reihe fernerer Beobachter (v. Kowalewski, Wenkenbach, List u. A.) angeschlossen.<sup>2</sup>

Mit Rücksicht auf die Selachier ist mir in der Discussion Herr Rückert entgegengetreten. Dieser Forscher glaubt nämlich alle Parablast- oder Merocytenkerne von überzähligen Spermatozoen ableiten zu können und er bestreitet, dass man auf dem von mir eingeschlagenen Weg die Herkunft

---

<sup>1</sup> Ergänzungsheft zum Anatomischen Anzeiger. Bd. XII. S. 98.

<sup>2</sup> Zu diesen kommt in der soeben ausgegebenen Nummer des Anatomischen Anzeigers vom 9. October H. E. Ziegler.

Archiv f. A. u. Ph. 1897. Anat. Abthlg.

solcher Kerne aus dem Keim abzuleiten im Stande sei. Es steht mir natürlich fern, die mit so grosser Sorgfalt gewonnenen Ergebnisse Rückert's in Frage stellen zu wollen. Durch Kastschenko und durch Rückert ist die Existenz mehrfacher Kerne im Selachierei schon vor Beginn der Furchung festgestellt worden, ja nach Rückert finden sich solche schon vor Vereinigung der Vorkerne zum Furchungskern.<sup>1</sup> Auch hat es Rückert wahrscheinlich gemacht, dass die so früh im Dotter auftretenden Kerne durch Umwandlung überzähliger Spermatozoen entstanden sind. Daraus ergibt sich aber noch keineswegs die Unmöglichkeit eines Uebertrittes von Kernen aus dem Keim in den Dotter während der Periode der Furchung.

<sup>1</sup> Kastschenko, 1888. Nr. 38. S. 253 und Rückert, Nr. 53. — Rückert hat seine Ansichten über die Herkunft des Merocytenkernes wiederholt geändert. In seiner früheren Arbeit vom Jahre 1885 glaubte er sie von Furchungskernen als Producte einer abortiven holoblastischen Furchung ableiten zu müssen. Wegen der Menge des Deutoplasma sollten die peripherisch liegenden Kerne nur noch die Herrschaft über die activen Bestandtheile des Zellenleibes bewahrt haben; Kern und Protoplasma sollten daher nur einen Theil des ursprünglich zusammengehörigen Territoriums darstellen. Auf Grund dieser Auffassung wurde die Bezeichnung Merocyten, im Gegensatz zu den Holocyten der Keimscheibe, geschaffen. In der späteren Arbeit vom Jahre 1889 hat Rückert sehr sorgfältige Lagebestimmungen und Zählungen der im Selachierei auftretenden Kerne mitgetheilt, noch leitet er indessen die Merocytenkerne von Furchungskernen ab. Er beschreibt (a. a. O. S. 354) wie sie zuerst in der Peripherie des Keimes liegen und dann durch besondere Ausläufer des letzteren „die Kernstrassen“, in den umgebenden Dotter gelangen. Als dann 1891 Rückert durch Bearbeitung der Befruchtungsphasen des Selachiereies zum Ergebniss gekommen war, dass die Keimscheibe Merocytenkerne enthält, bevor noch der männliche und der weibliche Vorkern zur Vereinigung gelangt sind, ergab sich daraus ohne Weiteres die Unmöglichkeit, diese Kerne von Furchungskernen abzuleiten. Angesichts der grossen Aehnlichkeit von Merocytenkernen mit dem männlichen Vorkern und der Thatsache, dass sie im Ovarialei noch nicht vorhanden sind, kam Rückert nunmehr zum Wahrscheinlichkeitsschluss, dass sie aus überzähligen Spermatozoen hervorgegangen seien. Noch drückte er sich indessen sehr vorsichtig aus: „dass mehrere Spermaköpfe in die Keimtheile eindringen und hier ausser dem männlichen Vorkern auch Merocytenkerne liefern“ und er fügte bei: „auch für den Fall, dass obige Deutung richtig ist, liegt bis jetzt noch keine Berechtigung vor, allen, namentlich den ausserhalb der Keimscheibe vorkommenden Kernen, den gleichen Ursprung mit dem männlichen Vorkeim zuzuschreiben“. Ausdrücklich heisst es weiterhin, dass die Zahl der Merocytenkerne während der Furchung zuzunehmen scheint, „ohne dass es bis jetzt gelungen wäre, während dieser Periode Theilungen der Kerne nachzuweisen“. In der diesjährigen Discussion hat Rückert, auf neuere Untersuchungen Bezug nehmend, alle ferneren Beschränkungen fallen lassen, und er spricht nun nur noch von einer Herkunft der in jungen Furchungsstadien vorhandenen Merocytenkerne aus Spermatozoen.

Ich theile im Nachfolgenden meine Beobachtungen im Zusammenhange mit und stelle dem Leser das Urtheil anheim, inwieweit meine Begründung annehmbar sei. Die vor 2 Jahren begonnene und in diesem Sommer wieder aufgenommene Arbeit hatte zur Aufgabe, auch die weitere Geschichte des Keimhofes, sowie das Auftreten von Mesenchymzellen und von einem Gefäßblatt zu verfolgen. Dabei wollte ich Anlass nehmen, nach langen Jahren mich auf Grund erneuter Forschungen wieder einmal über die so viel geschmähte Parablastlehre zu äussern. Das einbrechende Wintersemester macht indessen einen Strich unter meine Arbeit, und so schliesse ich diesmal mit den Darstellungen ab, die sich auf die Bildungsgeschichte des Keimhofes beziehen.

Leipzig, 16. October 1896.

### Der Keim des uneröffneten Selachier-Eies und seine Umgebung.

An lebenden Eiern von Scyllium und Pristiurus kann man durch Ablösen der oberflächlichsten Schicht die Schale durchsichtig machen,<sup>1</sup> und nun im uneröffneten Ei den Keim und seinen succesiven Veränderungen, sowie späterhin den Embryo nebst Dottersack, Blutgefässen u. s. w. von aussen

sind, und die nicht an sich erfahren haben, welche Opfer an lieb gewordenen Meinungen ein ehrlich vorwärts strebender Arbeiter der Wissenschaft jederzeit darzubringen hat.

Nach Rückert's und nach Kastschenko's Befunden liegen die merocy-tischen Urkerne (mit welchem Worte vorläufig die vor Beginn der Furchung vorhandenen Kerne bezeichnet sein sollen) in ihrer überwiegenden Mehrzahl innerhalb der Keimscheibe. Das an und für sich schwierige Problem ihrer Bedeutung complicirt sich dadurch noch erheblich. Wir können zwei Annahmen machen, die uns aber in ihren Folgerungen beide gleich fremdartig berühren. Entweder verhalten sich die merocy-tischen Urkerne in der Folge, ungeachtet ihrer verschiedenartigen Herkunft, wie Furchungskerne, und es hängt von ihrer zufälligen Lagerung ab, ob sie in der Keimscheibe bleiben, oder ob sie diese verlassen. Oder: es treten in der Folge nur die merocy-tischen Urkernen und deren Abkömmlinge aus der Keimscheibe in den Keimhof über. Stammen aber die Urkerne von Spermatozoen ab, so besagt dies, dass der Keimhof, so weit es sich um die Kerne handelt, ein rein väterliches Erbthail sei. Dann kommt wieder die Frage: wie verhalten sich die Dinge bei physiologischer Monospermie? Es erscheint zwecklos, diese zur Zeit unlösbaren Verwickelungen weiter zu discutiren. Anch hier wird die Zeit Rath bringen und durch neue Beobachtungen und Fragestellungen die Räthsel entwirren, denen wir jetzt noch nicht beizukommen vermögen.

<sup>1</sup> Die Methode, Scyllium- und Pristiuruskeime durch Wegschneiden der obersten

her beobachten. Die allerersten Furchungsstufen des Selachiereies kenne ich nicht aus eigener Erfahrung. Die jüngsten von mir beobachteten Keime hatten Furchungskugeln von 70—100  $\mu$ , in mehreren Schichten übereinander liegend.

Der Keim von *Scyllium* und von *Pristiurus* erscheint, wenn man ihn am lebenden Ei von einem bestimmten Zeitpunkte der Furchung ab beobachtet, als orangengelbe Scheibe von annähernd 1  $\text{mm}$  Durchmesser, umgeben von einem hellgelben, 0.3—0.4  $\text{mm}$  breiten ringförmigen Hof. Die

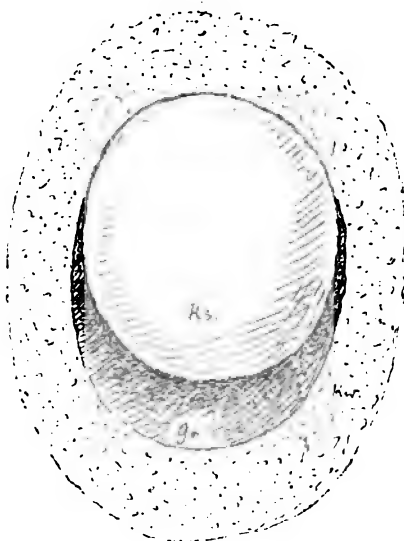


Fig. 1.

Keim von *Scyllium can.* nach dem lebenden Ei gezeichnet. Vergr. 40fach.

*Ks.* = Keimscheibe.

*Gr.* = halbmondförmiger, den Keim umgreifender Grubeneingang.

*Kw.* = Keimwall.

Scheibe ist in eine schüsselförmige Grube des Hofes eingebettet, die sie nur unvollständig ausfüllt. Sie ist kreisrund oder kurzoval, die Umgrenzung der Grube dagegen länglich oval. Es findet sich daher ein halbmondförmiges Feld zwischen der einen Seite der Keimscheibe und dem Hofe. Der halbmondförmige, vom Keim freigelassene Theil der Grube ist schon am uneröffneten Ei leicht wahrzunehmen, und er kann daher nicht auf irgend welche postmortale Reagenzschumpfung bezogen werden. Die maximale Breite des Halbmondes beträgt 0.3 bis 0.35  $\text{mm}$ .

Die Flächenausdehnung der sich furchenden Keimscheibe wechselt in nicht unerheblichem Maasse, und zwar findet zu gegebenen Zeiten nicht nur Zunahme, sondern auch Abnahme des Durchmessers unter gleichzeitiger Verdickung

(*Anatomischer Anzeiger*. Bd. III. S. 445). Es ist erwünscht, fortlaufende Beobachtungsreihen lebender Keime zu besitzen, und man vermag solche dadurch zu gewinnen, dass man an durchsichtig gemachten Eiern bei gegebener (etwa 40facher) Vergrößerung täglich die Contouren mittelst der Camera nachzeichnet und misst. Mein letzter Aufenthalt an der Station, Ostern 1894, war so kurz, dass ich dieselben Eier nur während weniger Tage beobachten konnte. Ich empfehle aber die Aufgabe Forschern, die länger an Ort und Stelle zu arbeiten Gelegenheit haben.



statt.<sup>1</sup> Die Flächenab- und -zunahme kann am lebenden Keime bestimmt werden, die Dickenveränderungen sind an Durchschnitten gehärteter Praeparate zu messen. Mit dem Durchmesser der Keimscheibe wechselt auch derjenige des Keimhofes. An einem Ei vom *Scyllium can.* welches den 17. März 1894 eingeliefert worden war, betrug

	der Durchmesser der Scheibe:	die Länge der Grube:
am 18. März . . . .	1.25 . . . .	1.6 mm
„ 19. „ . . . .	1.0 . . . .	1.25 „
„ 20. „ . . . .	0.95 . . . .	1.2 „
„ 22. „ . . . .	0.95 . . . .	1.15 „
„ 23. „ . . . .	1.— . . . .	— „
„ 26. „ . . . .	1.65 . . . .	— „

Nachdem das Maximum der Contraction erreicht ist, dehnt sich die Scheibe wieder der Fläche nach aus, und ihr Durchmesser wächst rasch auf  $1\frac{1}{2}$  und 2 mm. In dieser Zeit der raschen Flächenausdehnung sind die Selachierkeime, gleich den Knochenfischkeimen, ganz besonders empfindlich und falten sich, wie dies bereits in einem früheren Aufsatz bemerkt worden ist, leicht um.

Aus Obigem ergibt sich, das wir von einem gewissen Zeitpunkt ab am Selachierkeime zwei gesonderte Anlagen zu unterscheiden haben, die eigentliche Keimscheibe und den Keimhof. Letzterer umfasst die gesammte organisierte Umgebung der die Scheibe aufnehmenden schüsselförmigen Grube oder der Keimhöhle. Er besteht somit aus dem Boden der Grube, dem Keimlager und aus einem ringförmigen, die Scheibe umgreifenden Rand, dem Keimwall. Als mit „Keimhof“ gleichbedeutend ist das von Agassiz und Whitman vorgeschlagenen Wort Periblast anzusehen. In der Zeit der scharfen Keimhofscheidung ist die Keimscheibe nur nach der einen Seite vom Keimwall getrennt, nach der anderen aber hängt sie mit ihm zusammen. Wir können somit einen freien und einen angehefteten Pol der Scheibe auseinander halten. Der erstere hebt sich in der Folge mehr oder minder weit aus der Ebene des Keimwalles empor.

Am uneröffneten Ei liegt der Keim in der Nähe des einen Dotterpoles. Der halbmondförmig offene Theil der Grube steht in der Regel schräg nach auswärts.<sup>2</sup> Wenn die Embryonalanlage sichtbar geworden ist, so pflegt

<sup>1</sup> Contraction des Keimes im Verlaufe der Furchung findet sich bekanntlich auch

auch diese schräg zur Eiaxe zu stehen, bald nach rechts, bald nach links abweichend, und mit ihrem rostralen Ende dem Eipol zugekehrt. Demnach muss der halbmondförmige Eingang der Grube dem hinteren Keimrande der embryonalen Stufen entsprechen. Wenn die Embryonen grösser werden, so verschieben sie sich mehr gegen die Mitte des Dotters und hier findet man sie in der Folge.<sup>1</sup>

### Die Keimzellen früherer Furchungsstufen.<sup>2</sup>

Bevor ich in die Geschichte des Keimhofes eintreten kann, ist es notwendig, das Verhalten jüngerer Keimzellen zu studiren und auch zur Termino-

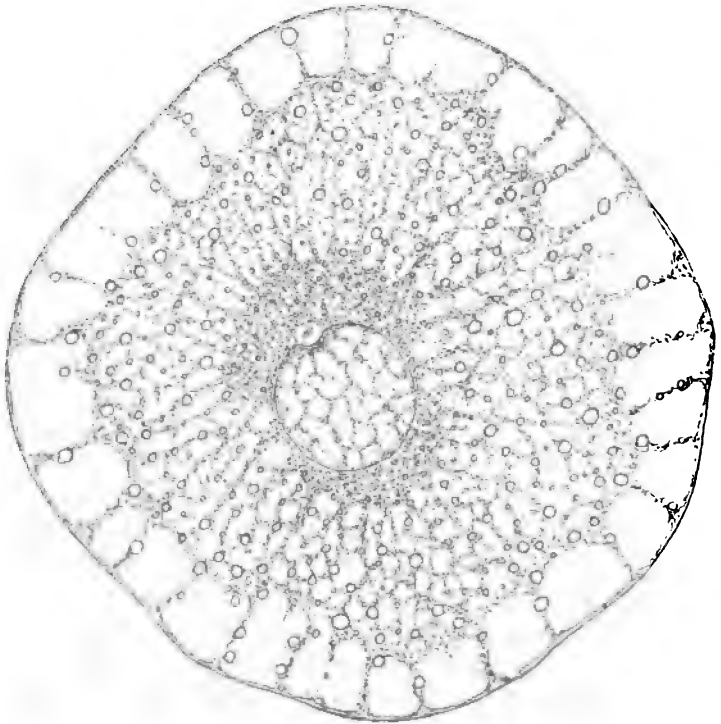


Fig. 2.

Keimzelle aus einem in Furchung begriffenen Torpedokeim. Vergr. 100fach.

<sup>1</sup> Ueber die Orientirung von Embryonen im Ei ist auch zu vergleichen Rückert, 1889. Nr. 52. S. 369.

<sup>2</sup> Mein Material verdanke ich auch diesmal der zoologischen Station, besonders der so vielfach erprobten Gefälligkeit von Hrn. Dr. Lo Bianco in Neapel. Die Keime waren in Sublimatlösungen fixirt.

logie der einzelnen Zellenbestandtheile festere Stellung zu nehmen. Ich gehe aus von Furchungszellen von ca.  $100\ \mu$  Durchmesser (Fig. 2). Neben Praeparaten, die reich sind an Mitosen habe ich deren, die ihrer nur wenige enthalten, was auf ein schubweises Auftreten der Kerntheilungen hinweist. Einige meiner Praeparate enthalten auch auffallend viele Kerne von der Form des in Fig. 2 abgebildeten, d. h. solche, die von der einen Seite eine Einziehung (ein Polfeld) zeigen, nach der hin die Chromosomenreihen strahlig zusammenlaufen. (Tochterkerne, kurz nach erfolgter Reconstruction). Bei einigen dieser Zellen begegne ich auch unverkennbaren Centrialkörperchen mit umgebendem hellen Hof. Das Protoplasma dieser grossen Keimzellen besteht aus einem trüben, gerüstförmig sich ausbreitenden und aus einem durchsichtigen Bestandtheile, einem Spongioplasma und einem Hyaloplasma. Diese beiden Bestandtheile vertheilen sich durch den gesammten Raum zwischen Kern und Zellenoberfläche, aber in ungleichem Maasse. Das Hyaloplasma ist in der Umgebung des Kernes am sparsamsten, an der Peripherie der Zelle am reichlichsten vorhanden. Es pflegt hier eine durchsichtige Randzone zu bilden, deren Breite innerhalb derselben Zelle nicht unerheblich wechseln kann. Diese helle Randzone besteht aber auch da, wo sie auftritt, nicht ausschliesslich aus Hyaloplasma, denn sie wird von Strahlen trüben Spongioplasmas durchsetzt. Die Strahlen inseriren sich in eine die Zelle membranartig umschliessende Grenzschicht (Zona limitans).

Das Spongioplasma erscheint als ein vom Kern bis zur Zona limitans sich erstreckendes Gerüst. Um den Kern herum bildet es einen Hof von dichterem Gefüge, der von Dotterkörnern beinahe frei ist. Dieser Hof kann den Kern allseitig breit umschliessen (Fig. 4), oder er kann sich an einem oder an beiden Polen des Kernes zu einem in Strahlen auslaufenden Klumpen ansammeln (Fig. 3). Es entsteht so eine mehr oder minder unregelmässige Sternfigur, deren Strahlen sich unter dichotomischer Zertheilung in das allgemeine Balkenwerk auflösen. Wie Figur 4 zeigt, die nach einem Eisenhaematoxylinpraeparate gezeichnet ist, so kann innerhalb der den Kern umgebenden Verdichtungszone eine Sternfigur als selbstständige Bildung hervortreten.

An die innere Verdichtungszone des Spongioplasmas schliesst sich ein breiter Plasmabezirk mit Gerüststructur. Dieser Bezirk ist bei jüngeren Keimzellen von Dotterkörnern verschiedener Grösse reichlich durchsetzt, in der Regel derart, dass die gröberen Körner mehr an der Peripherie, die feineren mehr nach einwärts liegen. Die innere Verdichtungszone des Spongioplasmas enthält nur vereinzelte sehr feine Körner, dagegen finden sich gröbere Dotterkörner in den die hyaline Randzone durchsetzenden Spongioplasmastrahlen.

Durch Eisenhaematoxylinbehandlung färben sich die Dotterkörner schwarz, durch Pikrinsäure gelb. Behandelt man die Schnitte mit einem Gemisch

von alkoholischer Fuchsin- und Pikrinsäurelösung (Reagens von Altmann), so färbt sich das Spongioplasma nebst der Zona limitans roth, die Dotterkörner werden gelb und das Hyaloplasma bleibt ungefärbt. Die Zona limitans nebst den an sie sich anheftenden Plasmasträngen hebt sich bei

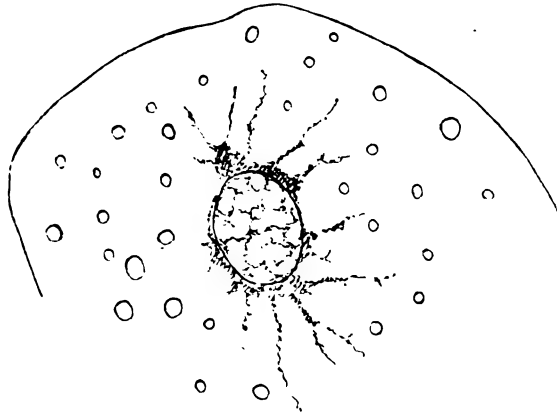


Fig. 3.

Keimzelle vom Torpedo. Verdichtungszone des Spongioplasma mit unvollkommen centrirter Strahlung. Vergr. 1000fach.

dieser Behandlung sehr scharf von der hyalinen Substanz der Randzone ab. Das Spongioplasma zeigt, sowohl in seinen verdichteten innern, als in seinen lockeren äusseren Abschnitten eine noch feinere, anscheinend fibrilläre Structur. Ob man stellenweise, besonders in den dichteren Zonen, von

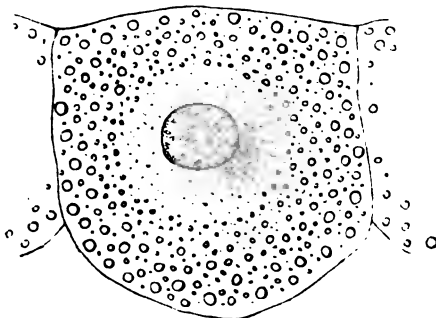


Fig. 4.

Keimzelle vom Torpedo mit Strahlenfigur im Verdichtungshof. Vergr. 550fach.

Wabenbildung reden darf, lasse ich dahin gestellt sein, es ist dies auch für die hier vorliegenden Fragen unwesentlich. Die gröberen Plasmaretze als den Ausdruck von Wabenstructuren zu deuten, scheint mir nicht zulässig, denn wenn wirklich Wabenräume vorlagen, so müsste man deren Wandungen nicht nur in Querschnitten, sondern auch in Flächenbildern, ähnlich etwa wie an Lungendurchschnitten zu Gesicht bekommen.

Obiger Schilderung zufolge zerfällt das Spongioplasma:

1. in einen den Kern umgebenden dichtgefügtten und körnerarmen Hof, der immerhin noch Gerüststructur zeigen und innerhalb dessen

strahlig angeordnete Massen als besondere Bildungen unterscheidbar sein können,

2. in ein vom Verdichtungshofe ausstrahlendes Substanzgerüst mit reichlich eingelagerten Dotterkörnern,

3. in die durch eine hyaline Randzone hindurchtretenden Endstränge des Gerüsts,

4. in die membranöse, die Entstränge aufnehmende Grenzschrift der Zelle.

Sämmtliche Bestandtheile des Plasmagerüsts hängen unter einander zusammen und die Grenzen der einzelnen Zonen sind mit Ausnahme der *Zona limitans* nirgends scharf gezogen. Es handelt sich eben allenthalben nur um ein Mehr oder Weniger in der Dichtigkeit des Gefüges. Auch haben wir es sicherlich nicht mit festgeprägten Formen zu thun, sondern mit wandelbaren, in dem Sinne, wie dies ja von anderen Forschern schon vielfach ausgesprochen worden ist. Bei Zusammenziehung der lockeren Gerüstbalken wird der dichte Mittelhof an Umfang gewinnen und umgekehrt wird durch Auflockerung seines Gefüges ein Theil seiner Substanz in die Gerüstzone übergehen. Auch daran darf man denken, dass die einzelnen Plasmastränge pseudopodienartig ihre Vertheilung zu ändern vermögen.

Ueber die Nomenclatur der Zellenbestandtheile. Für den, der sich nicht als Specialforscher das Recht erworben hat, seine eigene Nomenclatur zu besitzen, ist es nicht leicht, unter den zahlreichen für die verschiedenen Zellenbestandtheile aufgestellten Namen die richtige Auswahl zu treffen. Auch die anscheinend so bestimmt lautenden Ausdrücke von *Centrosoma*, *Astrosphäre*, *Archiplasma*, *Endoplasma* und *Ectoplasma* u. A. m. sind in recht verschiedenem Sinne gebraucht worden und daher fast durchweg mehrdeutig. Welcher Sinn für jede dieser Bezeichnungen der angemessenste sei, ist nur auf dem Wege umständlicher litterarischer Auseinandersetzung festzustellen. Meinerseits trete ich in diese Frage nur in soweit ein, als dies für meinen Zweck nothwendig erscheint und ich versuche, auf dem Wege historischer Verfolgung die erforderlichen Angriffspunkte zu gewinnen. Waldeyer's vorzüglicher Aufsatz über Bau und Wesen der Zelle hat mir dabei vielfach als litterarischer Führer gedient, daneben die Arbeiten von H. Fol, E. v. Beneden, O. Hertwig, E. L. Mark, W. Flemming u. A.<sup>1</sup> Auf die bekannten und in neuerer Zeit oft besprochenen Structurlehren von Flemming (Mitomlehre), von Bütschli (Wabenstructuren) und von Altmann (Granulalehre) brauche ich nicht ein-



zugehen, und ich knüpfte statt dessen an die älteren Ergebnisse von Fol und von van Beneden an.

Nachdem schon vor den siebziger Jahren verschiedene die Eifurchung bearbeitende Forscher (Grube, Derbes, Krohn u. A.<sup>1</sup>) strahlige Figuren in den Furchungselementen beobachtet hatten, hat zuerst H. Fol die Centrirung von Plasmastrahlen um besondere, ausserhalb des Kernes liegende Mittelpunkte betont (1873, 1877, 1879). Für die einfache Strahlenfigur hat er die Bezeichnung Aster, und für den bei Zelltheilungen auftretenden Doppelstern den Namen Amphiaster gebraucht.<sup>2</sup> Auch finden sich bei Fol schon (1879) Bezeichnung und Begriff des Attractionscentrums.<sup>3</sup> Fol hatte, wie andere Forscher jener Zeit, die Vorstellung, dass es sich bei der Asterbildung um Plasma- oder wie er sagt, um Sarkodeströmungen handle. Wie er annimmt, so können solche Strömungen vorübergehend in centrifugalem Sinn erfolgen, dagegen ist da, wo Attractionscentren und Kerne an Umfang zunehmen, dies nur durch centripetale Ströme verständlich. In den Zeiten der Asterbildung lassen sich innerhalb der Strahlen durch Essigsäure besondere, mit Anschwellungen versehene Fäden nachweisen, deren peripherische Enden Fol in seinen Zeichnungen in ein körniges Netzwerk auslaufen lässt.<sup>4</sup> Fol's Aster ist somit eine dem Kern äusserlich anliegende Anhäufung körnerarmen Protoplasmas, die den Mittelpunkt eines centrirtten Strom- und Fadensystemes bildet. Hertwig hatte den Mittelpunkt der Strahlenfigur (seine Sonne, wie er sie nennt) in den vorgeschobenen Pol des Kernes verlegt, er war überhaupt von der Annahme ausgegangen, dass der Kern das automatisch wirkende Kräftecentrum der Zelle sei.<sup>5</sup> Indem der Kernpol auf das homogene Plasma der Zelle anziehend wirke, sollte er dessen dichtere Ansammlung in seiner Umgebung veranlassen, wogegen die von der Anziehung nicht betroffenen Körner peripherwärts verdrängt würden. Die Vorstellung von radiär gerichteten Säfteströmen im Innern des Zellenleibes findet sich in jener Zeit weit verbreitet, und sie ist auch von Mark<sup>6</sup> ziemlich eingehend erörtert worden. Dann

<sup>1</sup> Eine ausführliche Besprechung der bezüglichen Litteratur findet sich bei Fol, 1879. Nr. 22. S. 205 ff., bei O. Hertwig, 1876. Nr. 30. S. 418 ff. u. bei E. L. Mark, 1881. Nr. 48. S. 245 ff.

<sup>2</sup> In seiner späteren Arbeit (1891) „*la quadrille des centres*“ beklagt sich Fol, dass Flemming die Bezeichnungen Aster und Diaster auf Kernfiguren angewandt und

aber ist die Frage von den extranuclearen Asterfiguren ein paar Jahre lang in den Hintergrund gerückt, bis sie 1887 durch die gleichzeitigen Arbeiten von Ed. v. Beneden und von Boveri über Befruchtung und Furchung des Ascarideneis eine neue und ungeahnte Bedeutung gewonnen hat.

E. v. Beneden hatte seine allgemeine Auffassung vom Aufbau des Eiprotoplasmas schon in einer früheren, 1883 erschienenen Arbeit entwickelt. Nach ihm bildet das Protoplasma im engeren Sinne ein Gerüst (*réticulum protoplasmique*) dessen Maschen geformte Bestandtheile, das Deutoplasma, umschliessen. Die Protoplasmaabälkchen bestehen ihrerseits aus einem Geflecht (*treillage*) feinsten gegliederter Fäserchen.<sup>1</sup> Diese Fäserchen hält v. Beneden für contractil und er spricht sehr bestimmt die Ueberzeugung aus, dass der Wechsel in Stärke und Stellung der Protoplasmaabälkchen, sowie das Auftreten der Asterfiguren auf die Veränderungen in der Anordnung der Fäserchen und auf deren Contractionszustände zu beziehen sind. Bei seiner späteren Bearbeitung des Ascariseies hat v. Beneden die Aufmerksamkeit auf den protoplasmatischen Mittelkörper hingelenkt, von dem die Sternstrahlen ausgehen, das Attractionscentrum von Fol.

Inmitten des Attractionscentrums oder der Attractionssphäre liegt, wie dies ja auch die früheren Forscher gesehen hatten, von einem hellen Hof umgeben, das Polkörperchen oder wie es v. Beneden nun nennt, das Centralkörperchen. Er sieht zu diesem radienartig herantretende Fäden, die an der Grenze des hellen Hofes mit etwas größeren Körnern besetzt sind. Den hellen Hof, der das Centralkörperchen umgiebt, nennt er die Mark-, die trübere Masse die Rindenzone der Attractionssphäre. Die Attractionssphäre aber erkennt v. Beneden als ein auch im Ruhezustande der Zelle persistirendes Organ, während die Strahlenfigur des Aster nur als Theilungsphänomen besteht. Bevor eine Kerntheilung sich einleitet, tritt die Theilung der Centralkörper und der Attractionssphären ein, wobei die Anfangs nebeneinander liegenden Theilstücke allmählich auseinander rücken und an die Kernpole gelangen. Alle die Bewegungserscheinungen, welche die Zelltheilung begleiten, sind somit in Contractionsvorgängen der Protoplasmafäden begründet und in deren Anordnung zu einem System antagonistisch wirkender Kräfte. Der Centralkörperchen aber spielen die Rolle von Insertionsmittelpunkten.

Boveri's Arbeit führte auch ihrerseits zur Erkenntniss, dass das bisher sog. Polkörperchen oder Centrosoma nach erfolgter Zelltheilung als stark lichtbrechendes, von einem hellen Hof umgebenes kugeliges Gebilde bestehen bleibt, sowie dass es sich in der Folge theilt, wobei der helle Hof eine Zeit

<sup>1</sup> v. Beneden, 1883. Nr. 7. S. 360 ff.

<sup>2</sup> Derselbe, 1887. Nr. 8. S. 51 ff.

lang Hantelform behält. Dann rücken die getheilten Centrosomen nebst ihren Höfen auseinander und sie sollen in der Folge aufquellen und zu grossen blassen Kugeln mit einem centralen Korn sich umwandeln. Mit den Centrosomen theilen sich die verdichteten in deren Umgebung liegenden Plasmamassen, die Archoplasmakugeln, wie sie Boveri nennt.

Als einen anscheinend neuen Begriff führt Boveri den des Archoplasma, oder wie Waldeyer richtiger sagt, das Archiplasma ein. Boveri schildert sein Archoplasma als eine für die Zelle spezifische, bald körnige, bald fädige Substanz. Ausdrücklich verwahrt er sich gegen eine Identificirung dieser Substanz mit Filarmasse oder mit Spongioplasma, obwohl er zugiebt, dass sie in dieser letzteren mit enthalten sein kann. Als Unterscheidungsmittel dient die Pikrinessigsäure, welche alle anderen Zellbestandtheile quellen macht, das Archoplasma aber als trübe Masse übrig lässt. Der Begriff ist, wie dies wohl M. Heidenhain mit Recht hervorhebt, keineswegs sehr klar, und ich kann auch nicht sagen, dass er durch die späteren Erläuterungen Boveri's an Verständlichkeit gewonnen habe. Sieht man aber von der ganzen Pikrinessigsäurereaction ab und erweitert man kurzweg den Begriff des Archiplasma zu dem der Filarmasse oder der Grundsubstanz des Spongioplasma, so gewinnt man wenigstens die Möglichkeit, Boveri's Beobachtungen mit denen van Beneden's und anderer Forscher in Uebereinstimmung zu bringen.<sup>1</sup> Das Archoplasma kann sich nach Boveri längs der Gerüstsubstanz durch die gesammte Zelle vertheilen, oder es kann sich in der Umgebung des Centrosomas zu einer dichteren Masse, einer Archoplasmakugel ansammeln. Bei Bildung der Strahlenfiguren differencirt sich die homogene Masse zu körnigen Radian, die an der Peripherie zu homogenen Fäden werden. Diese Fäden strahlen immer weiter aus, ein Theil derselben erreicht die Chromatinkörper und heftet sich an deren Schmalseite an. Die nachfolgenden Verschiebungen der letzteren beruhen auf Contractionszuständen der Fäden. Es sind die Archoplasmafäden in ihrer Wirkung den Muskelfasern zu vergleichen. Sie sind aber gleich der Attractionssphäre keine dauernde Bildung, sondern sie lösen sich nach erfolgter Zelltheilung wieder auf, indem das Archoplasma, entweder zu einer grösseren Kugel sich zusammenballt, oder durch die gesammte Zelle sich vertheilt.

Die grosse Arbeit von M. Heidenhain behandelt in den Leukocyten

und Keimzellen ein Object, das mit Keimzellen nicht ohne Weiteres verglichen werden kann. Auch vermag ich vorerst den Anschluss der von Heidenhain an Riesenzellen geschilderten Plasmaschichtung mit der Zonenbildung der Keimzellen nicht zu finden. Auffallend ist mir die weite Ausdehnung des Exoplasmabegriffes bei Heidenhain. Von den drei unterschiedenen Schichten reicht die innerste bis dicht an die Kerne heran. Ich lasse diese Fragen bei Seite und wende mich zu dem wichtigen Gegensatz zwischen Heidenhain und Boveri in Betreff dessen was man Centrosoma nennen dürfte. In seiner früheren Arbeit identificirt Boveri ausdrücklich das Centrosoma mit den Polkörperchen und lässt es durch einen hellen Hof vom Archoplasma getrennt sein, weiterhin soll es zu einer grösseren Kugel mit einem centralen Korn aufquellen. Heidenhain seinerseits lässt das oder die Centralkörperchen nebst allfälligen Nebenkörpern durch Vermittelung einer andersartigen Substanz zu einem einheitlichen Complex, dem Mikrocentrum verbunden sein, dessen maximalen Durchmesser er bei Leukocyten auf weniger als  $1\mu$  veranschlägt. Das Centrosom charakterisirt sich durch seine intensive Färbbarkeit bei der von Heidenhain modificirten Hämatoxylineisenbehandlung, wogegen die verbindende Zwischenmasse vorwiegend achromatisch ist. Den die Centrosomen oder Mikrocentren umgebenden Hof fasst Heidenhain<sup>1</sup> als Attractionssphäre auf und er lässt ihn von einem Kranz besonders grosser, den Astroradien angehöriger Mikrosomen eingefasst sein. Den Kranz nennt er die v. Beneden'sche<sup>2</sup> Mikrosomenzone. van Beneden selber unterscheidet an seiner Attractionssphäre eine Mark- und eine Rindenzone, die letztere ist an seinen Figuren aus mehrfachen Kränzen von Mikrosomen gebildet und hebt sich als dunkler Ring von dem helleren Innenfelde ab. Auf diese Scheidung von Mark- und Rindenzone legt indessen Heidenhain kein besonderes Gewicht und er nimmt an, dass sie bei kleineren Zellen überhaupt nicht durchzuführen ist.

Wenn nun Boveri in seinen neuesten Arbeiten Heidenhain's Mikrocentren und Centrosomen für blosse Inhaltsgebilde des eigentlichen Centrosoma's erklärt, so gewinnt es den Anschein, als ob er als Centrosom jenes kreisförmige Feld der Heidenhain'schen Zeichnungen ansehe, das dieser als Attractionssphaere deutet. Das ist aber wieder schwer mit den früheren Darstellungen Boveri's zu vereinbaren, worin Centrosom und Polkörperchen identificirt und von einem hellen Hof umgeben dargestellt werden.

<sup>1</sup> M. Heidenhain, 1892. Nr. 29. S. 141.

<sup>2</sup> van Beneden, 1887. Nr. 8. Taf. I.

<sup>3</sup> Denys, 1886. Nr. 14.

Von neueren Originalarbeiten glaube ich noch die von F. Reinke<sup>1</sup> kurz berühren zu müssen, da sie verschiedene moderne Begriffe in die Zellenlehre einzuführen suchen. Sehr bestimmt, wie übrigens vor ihm schon andere Forscher, insbesondere Denys und Boveri,<sup>2</sup> reißt Reinke die materielle Grenz wand zwischen Kern und Protoplasma ein. Denys spricht von einem Cytoplasma des Kernes, und Boveri nennt den Kern ein für die Dauer der Zellenruhe aus den Chromosomen gebautes Haus, dessen inneres Substanzgemenge von dem des Protoplasmas nicht unterscheidbar sei. Die Chromosomen und deren Umwandlungsproducte sind, nach ihm, die einzigen für den Kern specifischen Bestandtheile. Reinke seinerseits erklärt das Gerüstnetz (Liningerüst) des Kernes, das des Zellenleibes und die Kernmembran für eins. Die Membran ist nur eine verdichtete Parthie des Gerüsts. Das Gerüst besteht aber aus einem feinen Webenwerk, in dessen Wandungen netzförmig verbundene Fäden verlaufen. Ueberall setzen sich diese Fäden an Chromosomen und an die Kernmembran an. Auch gehen sie aus von kleinen aber sehr deutlichen Mikrosomen, die Reinke als besondere, für die Contractionsmechanik der Plasmafäden bedeutsame Centren glaubt ansehen zu müssen. Aus dem Liningerüst entwickeln sich sowohl die Fasern der Centralspindel als die von Reinke sogenannten Zugfasern, und nach erfolgter Zelltheilung lösen sich die Fasern wieder in ein netzförmiges Liningerüst auf. Ausser den Chromosomen enthält der Kern achromatische Körner, die Oedematinkörner Reinke's und diese beiden für den Kern specifischen Bestandtheile sind in das dem Kern und der Zelle gemeinsame Liningerüst eingelagert. Am Zellplasma unterscheidet Reinke einen inneren, die Centralkörper umschliessenden Theil als Markscheide und einen äusseren Bezirk, den Rindentheil, welche Ausdrücke Waldeyer für synonym gebraucht mit Exoplasma und Endoplasma.

Ich beschränke mich auf die obige Auswahl aus der ausgedehnten Zellenlitteratur der letzten Jahre und wende mich zur schwierigen Aufgabe der Namensichtung. Da habe ich mich zunächst als einen Anhänger des in neuerer Zeit von gewichtiger Seite angefochtenen Wortes Protoplasma zu bekennen. Mit Waldeyer fasse ich den Begriff als einen substanziellen auf, wie dies im Grunde schon der Begründer der Protoplasmalehre H. v. Mohl gethan hatte.

Protoplasma ist die eigenthümlich zusammengesetzte, mit besonderen physiologischen Eigenschaften ausgestattete Substanz, die den Leib jugend-

<sup>1</sup> Denys, 1886. Nr. 14.

<sup>2</sup> Boveri, 1893. Nr. 11. S. 25.

licher, noch fortpflanzungsfähiger und amöboid beweglicher Zellen bildet. In den Keimzellen, in den Leukocyten und in anderen noch wenig differencirten Elementen, dann wiederum in Plasmodien finden wir das Protoplasma als ein Material von wohl bestimmten Eigenschaften, für das ein bezeichnender Name nicht zu missen ist. Dieses lebende Baumaterial jugendlicher Zellenleiber kann sich auch in weiter differencirten Zellformen, in Muskelzellen, in Bindegewebszellen und in Drüsenzellen mit unveränderten Eigenschaften und zwar als Theilglied neben anderen Bestandtheilen erhalten. Aber, in wie weit man bei solchen besonderen Zellformen überhaupt noch vom Protoplasma reden darf, muss jedesmal Gegenstand besonderer Prüfung sein, und die Begriffsbestimmung darf nicht von diesen besonderen Zellformen ausgehen. Die Bezeichnungen Zellaubstanz und Protoplasma sind somit nicht gleichbedeutend. Nur von jüngeren Zellen können wir sagen, dass ihr Zellenleib aus Protoplasma besteht, bei einer Drüsen- oder bei einer Muskelzelle trifft dies höchstens theilweise zu, denn deren Zellenleib enthält Bestandtheile, auf die der Name nicht mehr passt.<sup>1</sup>

Versuchen wir nun die zahlreichen Specialbezeichnungen für Plasma-theile etwas zu gruppiren, so bezieht sich ein Theil derselben vorwiegend auf substantielle, ein anderer auf topographische Scheidungen.

Zu den substantiellen Scheidungen gehören:

die Leydig'sche von Spongioplasma und Hyaloplasma,

die Kupffer'sche von Protoplasma und Paraplasma,<sup>2</sup>

die Flemming'sche von Filarsubstanz und Interfilarsubstanz,

die O. Hertwig'sche von Hautplasma (Hyaloplasma) und Körnerplasma,

die Altmann'sche von Granula und Intergranularsubstanz;

auch gehören hierher:

Boveri's Archoplasma,

<sup>1</sup> Man vergleiche die Einwendungen, welche M. Schultze in seiner Einleitung zu Deiter's Gehirnwerk (1865) gegen die Bezeichnung „Protoplasmafortsatz“ erhoben hat. Nr. 12. S. 15.

<sup>2</sup> Ich zähle hier das Protoplasma Kupffer's zu den substantiellen Bezeichnungen, denn Kupffer sagt (Nr. 45. S. 474) ausdrücklich, dass er in den Zellen zwei Substanzen unterscheiden, die sich nach Lage und Beschaffenheit verschieden verhalten. Die eine umgibt den Kern, strahlt aber von da aus in verschiedener und wechselnder Weise in die Zelle.

Bütschli's Wabenstructur,  
 Reinke's Lininsubstanz und  
 van Beneden's Deutoplasma.  
 Als wesentlich topographische Bezeichnungen haben wir:  
 Ectoplasma und Endoplasma,  
 Marksubstanz und Rindensubstanz des Zellenleibes,  
 Attractionscentrum,  
     Marksubstanz des Attractionscentrums,  
     Rindensubstanz des Attractionscentrums,  
 Astrosphaere,  
 Archiplasmakugel,  
 Centrosoma (Mikrocentrum).

Als besonderen substantiellen Protoplasmabestandtheil anerkennen alle Beobachter ein stärker lichtbrechendes, trübes d. h. optisch nicht homogenes und für Färbung empfänglicheres Material, das in wechselnder Menge und Anhäufung, im Allgemeinen aber in Form von zusammenhängenden Gerüstbälkchen oder Blättchen das gesammte Gebiet des Zellenleibes durchsetzt und dessen Zwischenräume von einer durchsichtigen und minder färbbaren Substanz eingenommen sind. Auf die gerüstbildende Substanz passt Leydig's Bezeichnung eines Spongioplasma, die Kupffer'sche eines Protoplasma, in ihr sind, wenigstens als Theilglieder, die Flemming'sche Filarmasse, das Boveri'sche Archoplasma und Reinke's Lininsubstanz enthalten. Die durchsichtige, die Gerüsträume erfüllende Substanz ist das Leydig'sche Hyaloplasma oder Kupffer's Paraplasma. Das Deutoplasma v. Beneden's ist identisch mit den als Dotterplättchen, Dotterkörnern oder Dotterkugeln bekannten Gebilden. Dies Material kann von den Zellen des sich furchenden Keimes als Nahrungsmaterial von aussen her aufgenommen und weiterhin verdaut werden. Inwieweit wir aber Deutoplasmamasse auch als Product der Protoplasmathätigkeit ansehen dürfen, in dem Sinne v. Beneden's und anderer Forscher, das kann hier unerörtert bleiben, denn es ist dies eine Frage für sich. Auch auf anderweitige Zelleinschlüsse einzugehen, liegt für mich kein Grund vor.

Von den beiden Hauptsubstanzen des Protoplasmas pflegt sich die trübe gerüstbildende mehr in der Umgebung des Kernes, die durchsichtige mehr an der Peripherie der Zellen anzuhäufen. Diese Gruppierung der beiderlei Substanzen ist schon an den lebenden Zellen wahrzunehmen. Auch weiss man seit Langem, dass sich die beiderlei Substanzen bei den amöboiden Bewegungen des Zellenleibes ungleich betheiligen. Eines der vorzüglichsten Objecte zur Verfolgung dieser Verhältnisse sind die Furchungszellen von Salmoniden (Lachs, Forelle u. s. w.). Hier treibt zunächst die hyaline Randschicht bucklige, von gerundeten Contouren umgebene Vor-

sprünge. Diese bleiben eine Zeit lang hyalin und dann strömt mit einem Ruck trübe Substanz in sie ein. Die gesammte Körnersubstanz der Zellen geräth dabei in Erregung, allmählich beruhigt sie sich wieder, bis dann das Spiel von Neuem beginnt.<sup>1</sup>

Das Vorhandensein einer trüben gerüstbildenden und einer helleren Substanz, eines Spongioplasmas und eines Hyaloplasmas ist schon bei mässiger Vergrösserung (um 300 herum) zu constatiren. Die gerüstförmig sich ausbreitende Substanz besitzt aber ihrerseits wieder eine feinere Structur, deren Erforschung nur mit den stärksten optischen Hilfsmitteln erreichbar ist. Schon v. Beneden<sup>2</sup> unterscheidet (1883) ein „*réticulum protoplasmatique*“, dessen Bälkchen aus einem „*treillage de fibres moniliformes*“ bestehen; die letzteren Fäden aber sind gegliedert und bauen sich aus aneinandergereihten Mikrosomen zusammen.<sup>3</sup> Legen wir diese oder ähnliche Vorstellungen unseren weiteren Unterscheidungen zu Grunde, so ist es klar, das wir mit Structuren gröberer und feinerer Art zu thun haben. Bezeichnen wir diese als Structuren erster und zweiter Ordnung, so können wir noch einen Schritt weiter gehen und den Aufbau vorhandener Fasern oder Wabenwände aus Mikrosomen oder Granula als ein Structurverhältniss dritter Ordnung auffassen. Für die gesammte Discussion der Structurlehre protoplasmatischer Gebilde scheint, falls man zu klaren Vorstellungen kommen will, die Unterscheidung der verschiedenen Ordnungen von Structuren durchaus nothwendig. Mehrere von den vorhandenen Structurlehren, wie z. B. die von Flemming und die von Buetschli knüpfen an Structuren zweiter Ordnung, die von Altmann sogar an solche dritter Ordnung an, und wenn man sich davon nicht Rechenschaft giebt, so verfehlt man leicht die Möglichkeit gegenseitiger Verständigung.

Wenn ich den Leydig'schen Bezeichnungen von Spongioplasma und Hyaloplasma den Vorzug vor den anderen substanziellen Bezeichnungen gebe, so bestimmt mich dazu in erster Linie gerade der Umstand, dass sie ohne Weiteres für die Structurtheile erster Ordnung passen und somit unabhängig sind von den Vorstellungen, die wir uns von den Structurverhältnissen zweiter und dritter Ordnung machen. In dem Sinne kann man auch von einem Cytospongium als einer Structur erster Ordnung sprechen, es repraesentirt dieser Begriff das gesammte aus Spongioplasma gebildete Substanzgerüst.



kann man auch die Bezeichnungen Archiplasma und Paraplasma als Structurbezeichnungen erster Ordnung einander gegenüber stellen. Das hat zwar Manches für sich, allein noch sind wir zur Zeit nicht sicher, ob einer von den beiden Bestandtheilen Hauptsache, der andere Nebensache sei. Es wird zwar vielfach und mit guten Gründen angenommen, dass das Spongioplasma die wichtigere von beiden Substanzen sei. Aber Leydig und neuerdings E. A. Schaefer haben gerade das Hyaloplasma für den physiologisch bedeutsamen Bestandtheil der Zellsubstanz erklärt<sup>1</sup>. Das Richtige wird wohl sein, dass jede der beiden Substanzen ihre besondere Rolle zu erfüllen hat.

Die Flemming'schen Bezeichnungen von Filarsubstanz und Interfilarsubstanz beziehen sich auf Structuren zweiter Ordnung, auf deren Discussion ich hier nicht eingetreten bin. Zur Zeit hat durch das Einlenken Flemming's die Frage, ob Faden- ob Gerüst- oder ob Wabenstructuren allein gültig seien, viel von ihrer Schärfe verloren<sup>2</sup>. Jedenfalls ist noch manchenorts die Entscheidung ausstehend, ob die anscheinenden Fadenstructuren, die man an Zellen zu beobachten vermag, wirklichen isolirbaren Filamenten entsprechen, oder ob sie nur der Ausdruck netzförmiger oder gar wabenförmiger Substanzanordnung sind. So waltet gegenwärtig der Streit um die Realität der Nervenfibrillen, in Betreff dessen ich auf einen nachfolgenden Aufsatz von Dr. Held hinweisen kann.

Während die Bezeichnungen der Autoren für die substanziiellen Plasma-theile im Ganzen und Grossen unschwer auf einander zu beziehen sind, besteht hinsichtlich der topographischen Bezeichnungen weit grössere Verwirrung. Allgemein anerkannt sind wohl folgende Punkte:

1. Das Vorhandensein gewisser concentrischer Zonen, deren innerste das Centrosoma, deren äusserste die membranartige Grenzschicht der Zelle ist.
2. Der von den physiologischen Phasen des Zellenlebens abhängige Wechsel in Charakter und Ausdehnung der Plasmazonen.
3. Ist es wohl im Ganzen und Grossen unbestritten, dass es sich bei raschem Wechsel im Aussehen des Protoplasmas und seiner Zonen doch immer nur um einen Wechsel in der Vertheilung gegebener Grundbestandtheile handelt. Das Material der scharf hervortreten-

handen gewesen und tritt nur anders hervor, weil es umgelagert worden ist, und zum Theil wohl, weil ursprünglich schlaife Fasern sich contrahirt und zu geradlinigen Strängen umgebildet haben. Hierbei sind es zunächst die Structuren erster Ordnung, die sich verändern. Eine Aenderung in den Structuren zweiter Ordnung ist nicht ausgeschlossen, bedarf aber besonderer Feststellung und Discussion.

Der also betonte Wechsel im Charakter und in der Ausdehnung der einzelnen Plasmazonen hat wesentlich dazu beigetragen, die Zonenbezeichnungen zu verwickeln, derart, das es für jeden Autor nöthig wird, die gebrauchten Ausdrücke besonders zu definiren. Ich will versuchen, mit Hilfe zweier schematischer Figuren (Fig. 5 *A*, *B*) dem Namenlabyrinth beizukommen: die eine Figur *B* soll das Stadium ausgeprägter Strahlenbildung wiedergeben, und ich habe mich dabei an v. Beneden'sche Figuren angelehnt, die andere *B*, einen mehr indifferenten Zustand darstellend, ist im Anschluss an obige Fig. 2 entworfen. Sollten mir selber bei der Darstellung Missverständnisse begegnet sein, so sind solche wohl leicht an der Hand der Ziffern zu berichtigen. Je nach Object und Entwicklungsphase können einzelne Zonen auf ein Minimum herabgesetzt erscheinen oder fehlen. So kann die Zone 3 der Strahlenfigur bald ziemlich breit, bald völlig reducirt sein, die Zone 5 macht sich gleichfalls nur an protoplasmareichen Zellen und auf gewissen Entwicklungsstufen stärker bemerkbar.

Wie man sieht, ist fast keine einzige von den Bezeichnungen eindeutig, und so muss man sich bei deren Gebrauch für die eine oder andere Auffassung entscheiden. Die Nomenclatur der Strahlenfigur fällt nicht in den Bereich dieser Arbeit und ich bemerke somit nur nebenher, dass mir folgende Gliederung als zweckmässig erscheint (Fig. 5 *A*):

Aster (Cytaster)	1—5
Centrosoma	1
Astrosphäre, innerer Theil	2
„ äusserer Theil	3
Astroradien durch	4 u. 5 sich erstreckend.

Die zum Centrosoma vordringenden Fäden wären dabei besonders zu benennen, vielleicht als Wurzelfäden der Astroradien.

Für die ruhende Zelle (Fig. 5 *B*) kommt vor Allem in Betracht der Gegensatz zwischen der dotterarmen dichten Spongioplasmazone, die sich um den Kern herumgruppirt und der dotterreichen und lockerer gefügten Aussenzone. Von letzterer kann sich sodann noch, in mehr oder minder selbstständiger Weise eine hyaline Randzone abheben. Auf diese allein passt, dem älteren Sprachgebrauch gemäss, die Bezeichnung Ectoplasma, denn

das Ectoplasma wird stets als eine hyaline, körnerarme Randzone beschrieben. Waldeyer und vollends Heidenhain verstehen unter ihrem Exoplasma eine sehr viel breitere Substanzzone. Man könnte versuchen über die dadurch entstandene Schwierigkeit hinweg zu kommen, indem man

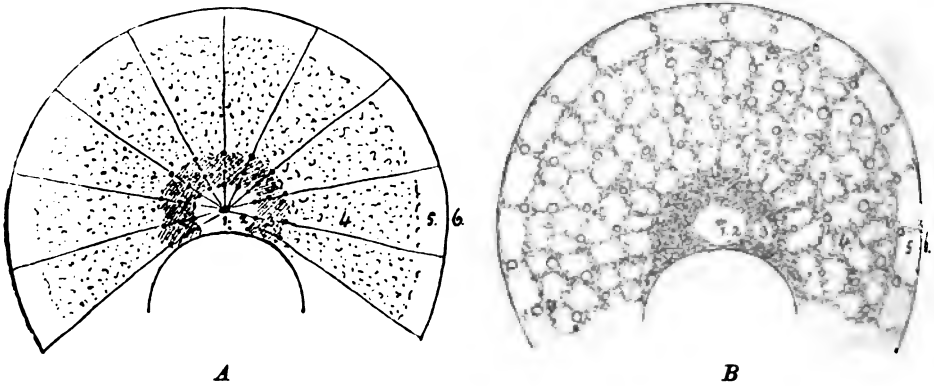


Fig. 5 (A und B).  
Schemata der Zonen des Zellenleibes.

#### Zu Figur A.

Aster (Fol, Mark, v. Beneden) A 1—5.

Astrosphäre (Boveri) A 1—5.

Astrosphäre oder Sphäre (M. Heidenhain, v. Kostanecki u. A.) A 2+3.

Archiplasmakugel (Boveri) A 1—3 (nach Einziehung der Strahlen.

Attractionscentrum (Fol, v. Beneden u. A.) A 2+3.

Markschicht desselben (v. Beneden) A 2.

Rindenschicht „ „ „ „ A 3.

v. Beneden'sche Mikrosomen- oder Körnerzone (M. Heidenhain) A 3.

Centrosoma = Polkörperchen (nach der Mehrzahl der Autoren und nach M. Heidenhain) A 1.

Mikrocentrum (M. Heidenhain) ist ein Complex mehrerer unter sich verbundener Mikrosomen.

Centrosoma (Boveri) scheint 1 und 2 oder 1—3 zu umfassen.<sup>1</sup>

#### Zu Figur B.

Endoplasma der älteren Autoren B 3 u. 4.

Ectoplasma der älteren Autoren B 5.

Endoplasma (Waldeyer) B 3.

Ecto- oder Exoplasma (Waldeyer) B 4 und 5.

Ectoplasma von Riesenzellen bei M. Heidenhain bis zu den Kernen reichend.

Markschicht des Zellenleibes (Reinke und Waldeyer) B 3.

Rindenschicht des Zellenleibes (Reinke und Waldeyer) B 4 u. 5.

<sup>1</sup> Siehe oben S. 13.

zwischen dem Ectoplasma der Aelteren und dem Endoplasma Waldeyer's noch ein Mesoplasma einschiebt, es wäre dann zu setzen:

Endoplasma	. . . . .	3
Mesoplasma	. . . . .	4
Ectoplasma	. . . . .	5

Gegen alle diese Bezeichnungen lässt sich aber einwenden, dass die Zonengrenzen veränderlich sind. Was in einem gegebenen Augenblick Mesoplasma ist, kann in einem nächsten Ecto- oder Endoplasma werden. So hat ja schon 1864 Kühne betont, das bei Amöben und bei Plasmodien von Schleimpilzen die hyaline Randschicht hinsichtlich ihrer Breite und ihres Körnerreichthums stetigen Veränderungen unterworfen ist<sup>1</sup>. Die eben aufgezählten Namen bilden aber für veränderliche Bezirke allzustarke Gehäuse. Auch sind, wenn das Wort Protoplasma eine Substanzbezeichnung sein soll, dessen Zusammensetzungen ebenfalls nur in gleichem Sinn und nicht als Regionenbezeichnungen zu verwenden. Es erscheint demnach als zweckmässig, anstatt von Plasmaarten, von Zonen des Zellenleibes zu reden, und wir können unterscheiden:

eine centrale Verdichtungszone (Area centralis)	. . . . .	3
eine Gerüstzone (Pars reticularis)	. . . . .	4
eine hyaline Randzone (Pars hyalina)	. . . . .	5

Alle drei Zonen enthalten Spongionplasma, aber in ungleich dichter Anordnung und Reichlichkeit. In der Verdichtungszone ist das Spongionplasma dicht zusammengedrängt, in der Gerüstzone lockerer gefügt, und in der hyalinen Randzone beschränkt es sich, falls eine solche unterscheidbar ist, auf einzelne hindurchtretende Stränge.<sup>2</sup>

Ich darf hier die Membranfrage nicht völlig unbesprochen lassen. Bekanntlich haben in ihrem Kampf gegen das Schwann'sche Zellen-schema M. Schultze, Brücke, Kühne u. A. die allgemeine Existenz von Zellmembranen in Abrede gestellt, und bei jüngeren Zellen höchstens etwa Verdichtungsschichten als Ergebniss physikalischer Oberflächenspannung anerkannt. Man darf sich heute fragen, ob nicht die genannten Forscher über das Ziel hinausgegangen sind, aber wo denn dieses Ziel in Wirklichkeit liege, ist seitdem von Niemandem festgestellt worden, und auch die neueren Discussionen über Pelliculae und Cuticulae haben die gewünschte Klarheit nicht geschaffen. Die umsichtige Darstellung, welche Waldeyer von der Membranfrage giebt, schliesst mit den Worten: „Man muss zu-

<sup>1</sup> W. Kühne, In seinem Protoplasma-werk. S. 29 und 71.

<sup>2</sup> Gegen die Ausdrücke Mark- und Rindenschicht von Reinke und Waldeyer habe ich das sprachliche Bedenken, dass wir unter Mark meistens eine weichere, unter Rinde eine compactere Substanz zu verstehen pflegen.

geben, dass sowohl die Frage nach der Beschaffenheit und der Genese der thierischen Zellenmembranen eine völlig offene ist, und dass bei thierischen Zellen echte isolirbare Membranen seltene Vorkommnisse sind; im Jugendzustand dieser Zellen sind sie überhaupt niemals vorhanden.“ Kurz zuvor sagt Waldeyer: „eine festere Grenzschrift des Protoplasmas nach aussen hin wird jetzt wohl bei allen thierischen Zellen angenommen“.

Der Schwerpunkt des obigen Satzes scheint mir in dem Worte isolirbar zu liegen, denn isolirbar können nur solche Häute sein, die mit dem umschlossenen Inhalte keine Verbindung haben. Giebt man aber dieses Prädicat der Isolirbarkeit preis, so dürfen wir, glaube ich, auch bei jüngeren Zellen die Existenz membranartiger Grenzschriften keineswegs leugnen.

Waldeyer<sup>1</sup> selber führt einen Versuch von O. Hertwig an, der auf das Vorhandensein einer abschliessenden Grenzschrift an den Furchungszellen des Froscheies hinweist. Aehnlich zu deutende Erfahrungen habe ich selber schon vor langer Zeit an den Furchungszellen des Lachskeimes gemacht; ich fand, dass bei Verletzung ihrer Oberfläche das Protoplasma heraustrat und in eigenthümlich verzweigten Strömen sich ausbreitete.<sup>2</sup> Allein auch die Spannung der Asterstrahlen, und die von M. Heidenhain so eingehend verfolgte Bedeutung dieser Spannung auf die Lagerung des Kernes und der übrigen Zellenbestandtheile ist nur dann verständlich, wenn zur inneren Anheftung der Fäden am Centrosoma eine äussere an der Zellenperipherie hinzukommt. Eine solche nimmt M. Heidenhain wirklich an und er sagt von den Radien: „an ihrem peripheren Ende verschmelzen sie offenbar mit jener homogenen Grenzschrift des Zellenleibes, welche auch die interfilaren Lücken gegen das umgebende Medium abschliesst und welche zuweilen als ein „Zellenmembran“ bezeichnet wird.“<sup>3</sup> Auf eine periphere Anheftung der Astroradien weisen auch die merkwürdigen Beobachtungen v. Beneden's über ringförmige, während des Theilungsactes auftretende Einziehungen an der Oberfläche von Furchungskugeln hin. Van Beneden nennt diese Einziehungen „Polarkreise“, sie treten in dem Theil des Atergebietes auf, das der Kernspindel gegenüber liegt, im sog. „Gegenconus“.<sup>4</sup>

Die membranöse, an den Furchungszellen von Selachieren zu beobachtende Grenzschrift färbt sich, wie dies oben hervorgehoben wurde, durch Fuchsin roth, gerade so wie die in sie sich inserirenden Spongio-plasmabälkchen, das anliegende Hyaloplasma bleibt dagegen ungefärbt.

<sup>1</sup> Waldeyer, a. a. O. S. 45.

<sup>2</sup> His, 1874. Nr. 35. S. 11.

<sup>3</sup> M. Heidenhain, Nr. 29. S. 498.

<sup>4</sup> v. Beneden, 1883. Nr. 7. S. 53.

Die Grenzschrift kann somit nicht als bloße Verdichtungsschicht der hyalinen Randzone gedeutet werden, sie stellt vielmehr eine peripherische Ausbreitung des Spongioplasmas dar. Zu diesem steht sie in ähnlicher Beziehung wie die Grenzschrift der Zellkerne zu deren Chromatin-

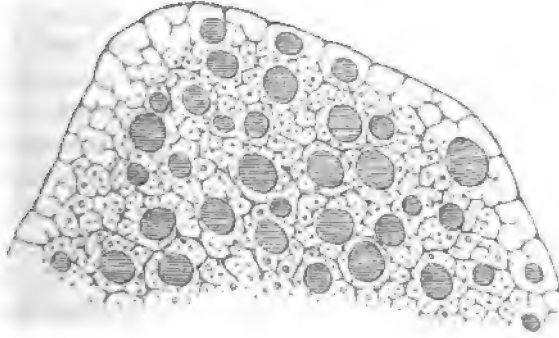


Fig. 6.

Randstück einer Furchungszelle vom Torpedo. Vergr. 2000fach. Insertion der Spongioplasmafäden in die Zona limitans.

gerüst. Wie weit sonst die Parallele durchführbar ist, mag vorläufig unerörtert bleiben.

Soll man nun die fragliche Schicht als Zellmembran bezeichnen? Das muss Sache der Verständigung sein, denn es hängt ja ganz davon ab, welchen Begriff man sich von einer Zellmembran machen will. Die Zellmembranen älterer Autoren waren wohl meistens als tote Häute gedacht, die nur durch ihre physikalischen Eigenschaften, ihre Ausdehnbarkeit und Elasticität, ihre Porosität u. a. m. Bedeutung haben sollten. Eine solche tote Haut ist die in Rede stehende Grenzschrift nicht; sie ist, wie die Grenzschrift des ruhenden Kernes, Theilstück eines ausgedehnten Complexes von lebender Substanz. Ihr Verhalten und ihre physiologischen Leistungen sind dementsprechend zu beurtheilen, und man darf besonders auch voraussetzen, dass eine lebende Grenzschrift ihren geschlossenen Zusammenhang zeitweise unterbrechen und dann wieder her-

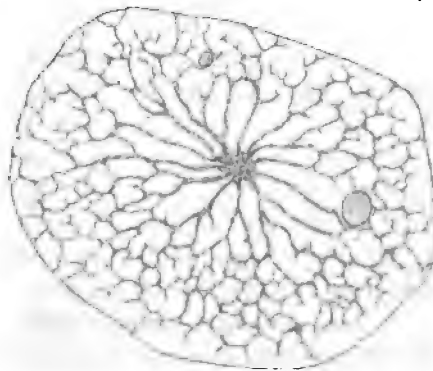


Fig. 7.

Ausstrahlung der Spongioplasmafäden von der Furchungszelle eines Lachskeimes. Vergrößert 2000fach.

stellen kann. Um den Gegensatz zum alten Membranbegriff bestimmter auszudrücken, ist es wohl am besten, bei der Bezeichnung Grenzschrift oder *Zona limitans* zu bleiben.

Die Beziehungen der Grenzschrift zum inneren Spongioplasma ergeben noch einige weitere Consequenzen: Die Forscher, die das Hyaloplasma als das active Element des Zellenleibes angesehen haben, sind zu ihrer Ueberzeugung durch die Thatsache geführt worden, dass bei amöboid beweglichen Protoplasmagebilden zuerst nur die hyaline Randschrift ihre Form verändert. Sie verbreitert sich und entsendet Verlängerungen, während die trübe Masse erst nachträglich den hyalinen Auswüchsen folgt. Wenn sich aber die Insertion von Spongioplasmaabalken in die äussere Grenzschrift als allgemeines Vorkommniss ergibt, so wird das Ineinandergreifen der Bewegungen von hyaliner und trüber Substanz einer andern Deutung zugänglich. Die Ausbreitung der hyalinen Substanz kann alsdann aus einer Erschlaffung der Spongioplasmaabälkchen abgeleitet werden, und nachfolgende Contractionen der letzteren können die trübe Masse wieder an die Oberfläche heranzuführen. Bekanntlich ist die Contractionsform amöboid beweglicher Zellen die kugelige, die hiervon abweichenden Formen sind somit als Erschlaffungsformen anzusehen.

Ich verlasse diese allgemeinen Fragen und kehre zu meinem Specialgegenstande zurück.

### Die Bildung des Keimhofes.

Bei der Unsicherheit anderer Merkmale scheide ich die Furchungsstufen vorläufig nach der jeweiligen mittleren Grösse der Furchungskugeln. Soweit dies nicht ausdrücklich bemerkt wird, beziehen sich die nachfolgend geschilderten Beobachtungen von Furchungsstufen auf Keime vom *Torpedo ocellata*.

Bei einer Grösse der Furchungskugeln von 70 bis 80  $\mu$  bildet der Keim eine flache, linsenförmige Scheibe, deren Elemente in 4 bis 5 Lagen über einander geschichtet sind. Der an den Keim anstossende Dotter enthält auch in seinen oberflächlichen Lagen grobe Dotterkörner (bis zu 10  $\mu$  und darüber), und noch fehlt es an einer als Keimhof zu bezeichnenden Zone, sowie an weiteren, den Keim vom Dotter trennenden Spalträumen. Da, wo die Grenze zwischen beiden Bildungen scharf gezogen ist, zeigt sich der Dotter von einer feinen *Ora limitans* eingefasst. Nicht überall findet sich aber der Keim vom Dotter scharf geschieden, denn an seinem

Die Zellen der Keimscheibe enthalten durchweg Dotterkörner, aber in ungleicher Menge und Grösse. Die mehr im Innern liegenden Zellen sind ärmer an Körnern, als die der Oberfläche zugekehrten, und bei den letzteren ist die für die Dotterzufuhr offene Seite am reichlichsten ausgestattet. So finde ich, sowohl oben, als an der Peripherie der Scheibe Zellen, die nach der einen Seite fast frei von groben Körnern sind, die aber nach der andern hin deren viele enthalten. Es sind die innerhalb der Keimzellen liegenden Dotterkörner als ein von aussen her aufgenommenes Nahrungsmaterial zu verstehen. Einmal in das Protoplasma der Zellen hineingelangt, werden sie kleiner und lösen sich schliesslich auf.

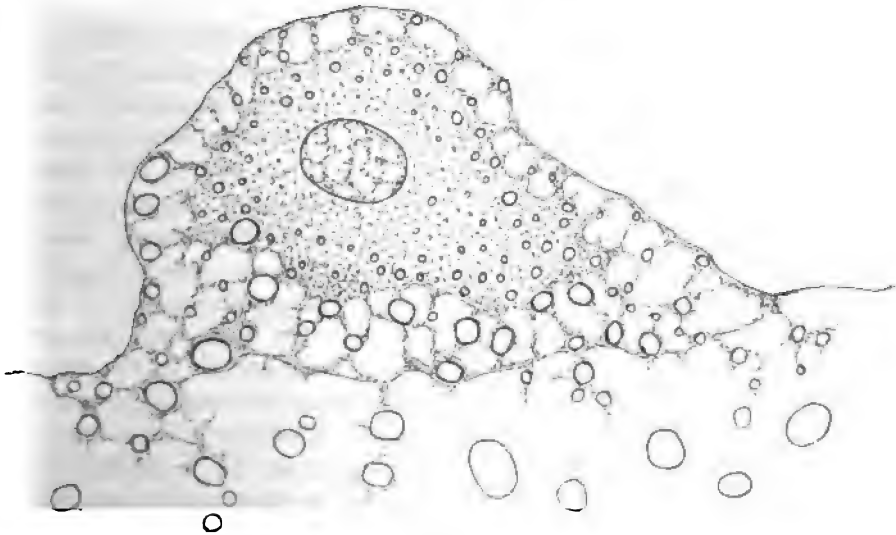


Fig. 8.

Zelle von der unteren, dem Dotter anliegenden Seite eines Torpedokeimes.  
Vergr. 650fach. Eisenhämatoxylinpräparat.

Die an der Peripherie und an der Unterfläche der Keimscheibe gelegenen Zellen sind für die Aufnahme von Dotterbestandteilen am günstigsten gestellt. Indem aber ein Theil der hier liegenden Zellen unverhältnissmässig grosse Dottermengen in sich aufnimmt, verlieren sie ihre selbstständige Umgrenzung, und es werden ihre Kerne nebst den umgebenden Protoplasmahöfen anscheinend dem Dotter einverleibt. So bildet sich während der nachfolgenden Furchungsstufen um den zelligen Keim herum eine im früheren Dottergebiet liegende Substanzzone, die Kerne und Protoplasmahöfe, durch breite Dotterbrücken von einander getrennt, enthält, in der aber keine scharfen Zellengrenzen mehr unterscheidbar sind. Diese den Charakter eines Syncytiums annehmende Zone ist der Keimhof, dessen



von aussen her sichtbaren ringförmigen Umkreis ich oben als Keimwall bezeichnet habe.

Der Grundprocess der Keimhofbildung besteht, dem eben Gesagten zu Folge, in der Aufnahme reichlicher Dottermengen in einen Theil der peripherisch liegenden Keimzellen, und weiterhin in dem Anschluss solcher Zellen an den umgebenden Dotter. Die einzelnen Phasen dieses Processes bedürfen bei ihrer grossen histologischen Wichtigkeit einer eingehenderen Betrachtung.

Als Beispiel für den Beginn des Processes theile ich in Fig. 8. eine Keimzelle mit, die mit ihrer einen, nach abwärts gekehrten Seite dem Dotter flach anliegt. Die Berührung ist eine so unmittelbare, dass die Zona limitans der Zelle mit der Ora des Dotters verschmolzen erscheint. Die Zelle, deren grösste Höhe ca.  $75\ \mu$ , deren grösster Flächendurchmesser ca.  $125\ \mu$  beträgt, zeigt ringsherum eine von radiären Spongioplasmaabalken durchsetzte hyaline Randzone. Diese Randzone ist an der dem Dotter zugewandten Seite der Zelle sehr viel breiter als an der oberen, und sie enthält zahlreiche grosse Dotterkörner. Hier, wie bei allen Keimzellen dieser Entwicklungsstufe, liegen die Körner nicht frei im Hyaloplasma, sondern sie sind in die Spongioplasmaabalkchen eingeschlossen. Einige derselben befinden sich so dicht an der Oberfläche der Zelle, dass sie sich als Einschlüsse der Zona limitans auffassen lassen. Die Zona trägt an ihrer Dotterseite kürzere und längere fadenförmige Anhänge, die in den Dotterraum hineinragen und theilweise gleichfalls Träger von Dotterkörnern sind.

Ähnliche Eigenschaften, wie die eben beschriebenen, kommen auf der entsprechenden Entwicklungsstufe sämtlichen an der Unterfläche des Keimes liegenden Zellen zu. Durchweg kehrt an ihnen die breite hyaline Randzone wieder mit eingelagerten grossen Dotterkörnern. Auch kommt es in der Folge bei allen diesen Zellen dahin, dass sie sich ihrer gegen den Dotter vorgeschobenen Seite abflachen und der Ora limitans des Dotters anlagern. Etwas unsicher scheint noch die Bedeutung der von der Zona limitans der Randzellen in den Dotter eindringenden Fäden. Es liegt am nächsten, sie für pseudopodienartige Fortsätze des Zellprotoplasmas anzusehen, durch welche Dotterkörner erfasst und den Zellen einverleibt werden. Ob die Deutung zulässig ist, müssen fernere Untersuchungen entscheiden. So viel geht aber aus dem gesammten Verhalten der Zellen zu den Dotterkörnern hervor, dass die Zona limitans eine, gleich dem übrigen Spongioplasma, bewegliche Bildung ist. Sie gestattet den Dotterkörnern allenthalben den Eintritt in die Zellen, und dabei scheint sie activ betheiligt zu sein, denn die eingedrungenen Körner liegen stets in Spongioplasmaabalkchen eingeschlossen. Würden sie durch die Zona mechanisch durchgepresst, so wäre zu erwarten, dass sie zunächst in die weiten, vom Hyalo-

plasma eingenommenen Räume der Randzona gelangen würden. In der Folge verliert die Zona limitans ihren Charakter als hautartige Schicht und löst sich im allgemeinen Plasmagerüst des Keimhofes auf.

Aehnlich wie an der Unterfläche des Keimes, breiten sich die an dessen Peripherie liegenden Zellen dotterwärts aus. Auch hier beginnt der Process zunächst mit einer Verbreiterung der hyalinen Randzone. Daran schliessen sich die Aufnahme reichlicher Dotterkörner und eine erhebliche Vergrösserung und Abflachung der Zellen. Die Grenzen zwischen den körnerreichen Randzellen einestheils und dem gleichfalls körnerreichen Dotter andererseits ist oft nur mit besonderer Aufmerksamkeit aufzufinden als eine schmale Linie, die als ein Rest der Zona limitans der Zellen sich erhalten hat.

An die bisher beschriebene Umbildung der Randzellen des Keimes schliesst sich als nächste Phase die transversale Verbindung der sich berührenden Zellen. Diese Verbindung kommt dadurch zu Stande, dass die Zonae limitantes von je zwei Nachbarzellen da, wo sie zusammentreffen, einschmelzen. So entsteht eine dem Dotter anliegende, kernhaltige und körnerreiche Schicht als erste Anlage des Keimhofes. Beistehende Fig. 9 zeigt diese Schicht

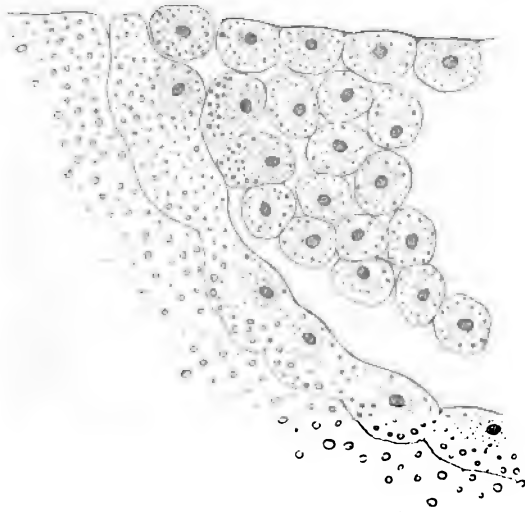


Fig. 9.

Randtheil eines Torpedokeimes. Der Dottergrenze entlang zieht sich eine Schicht von vergrösserten körnerreichen Zellen, deren Zwischenwände bereits geschwunden sind. Darüber liegt nun die spaltförmige Keimhöhle. Einige von den frei gebliebenen Keimzellen zeigen an der dem Dotter zugekehrten Seite eine verbreiterte Randzone mit reichlichen Dotterkörnern. Mittlere Grösse der Keimzellen 50 bis 60  $\mu$ . Vergr. 140 fach.

in einer Form, die die Entstehungsweise noch deutlich erkennen lässt. Auffallend ist hier besonders die mächtige Vergrösserung der obersten, die Peripherie des Keimes berührenden Randzelle. Diese Keimzelle ist, wie dies der Regel entspricht, sehr viel dotterreicher als die das Keimlager bildenden Elementes. Anstossend an sie sieht man drei andere Zellen, die sich vorbereiten, auch ihrerseits in den Keimwall überzugehen. Es sind dies die drei oberen, zur Zeit noch freien Zellen der Figur, die aber

alle eine breite dotterreiche Randzone besitzen. Ihr Uebergang in den Keimwall würde sich dadurch vollziehen, dass die trennenden Zonae limitans einschmelzen.

Auf der in der Figur 9 wiedergegebenen Stufe, der eine mittlere Grösse der Keimzellen von 50 bis 60  $\mu$  entspricht, ist die dem Dotter zugekehrte Zona limitans der einzelnen Randzellen noch vorhanden. Sehr bald schmilzt aber auch diese Grenzsicht ein, und nun verbindet sich das Gebiet des Keimhofes frei mit dem des Dotters. Andererseits aber bildet sich zwischen den in den Keimhof übergegangenen Zellen und den bei der Keimscheibe verbleibenden ein mehr und mehr sich erweiternder Spalt-raum, und es kommt damit zu jener Gliederung der Gesamtanlage in

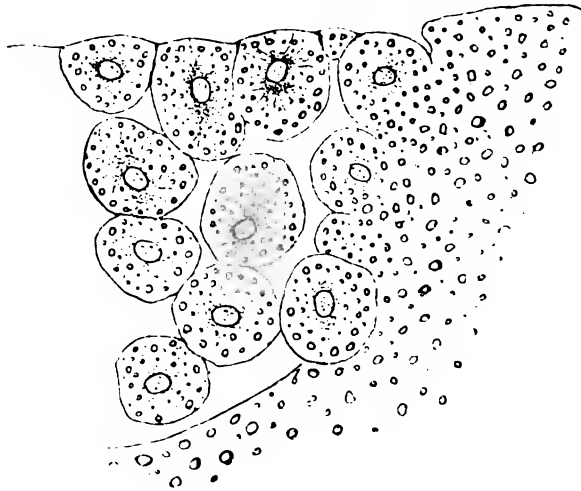


Fig. 10.

Randtheil eines Torpedokeimes. Rechts Zellen, die in den Keimwall übergehen.  
Vergr. 150fach.

Keimscheibe, Keimhöhle und Keimhof, die, wie dies oben (S. 4) gezeigt wurde, schon für die Betrachtung vom blossen Auge wahrnehmbar ist.

Nachdem der Keimhof einmal angelegt ist, können noch fernere Zellen in ihn eintreten. Die zuerst eingetretenen, bzw. deren Kerne rücken dadurch mehr in die Tiefe, und sie vertheilen sich auf mehrfache, zwei oder drei unregelmässig in einandergreifende Lagen. Zum Eintritt von Zellen in den Keimhof bedarf es stets einer unmittelbaren Berührung der betreffenden Zellen mit der Dotter- oder der Keimhofoberfläche. Daher können auf früheren Entwicklungsstufen Zellen der gesamten Unterfläche des Keimes und solche seines Randes zu Keimhofzellen werden. Dann löst sich zuerst der Boden und späterhin ein Theil des Randes der

Keimscheibe vom bereits gebildeten Keimhofe los. Am längsten erhält sich die Verbindung am vorderen Scheibenrande und hier ist die Möglichkeit eines Zellenübertrittes am längsten gegeben.

Da, wo die Brücke zwischen Keimscheibe und Dotter unterbrochen ist, werden keine neuen Dotterkörner mehr in die Keimzellen aufgenommen, die letzteren leben von da ab aus ihrem mitgebrachten Vorrath. Ihre Dotterkörner werden kleiner, blasser und schliesslich völlig verbraucht. Auf den Endstufen der Furchungsperiode enthält die Mehrzahl der Keimzellen (bei *Torpedo*) nur noch kleinere Dotterkörner, nur in der Umgebung des befestigten Scheibenpoles finden sich noch Zellen mit größeren Körner-einschlüssen. Der völlige Verbrauch der Dotterkörner fällt in den Beginn der Formungsperiode, bei *Torpedo* erheblich früher (Stufe B) als bei *Scyllium* (jenseits von Stufe F).

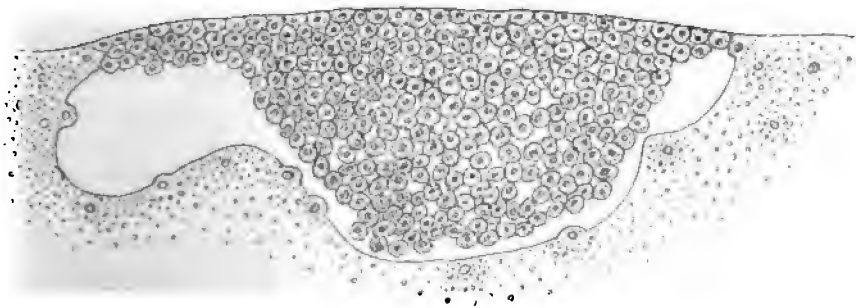


Fig. 11

Querschnitt durch einen sich furchenden *Torpedo*keim. Vergr. 70fach.

Noch sind einige Einzelheiten zu erörtern, die die Beobachtung während der Zeit der Keimhofbildung ergibt. (Fig. 10.) Vielfach findet man Zellen, die nach der Seite des Keimes scharf umgrenzt und frei hervortreten, die aber nach der Dotterseite hin jeglicher Umgrenzung entbehren und im körnerreichen Gewebe des Keimhofes bzw. des Dotters unbestimmt sich verlieren. Solche Zellen, die zur Hälfte im Dotter zu stecken scheinen, könnte man versucht sein, als aus dem Dotter austretende Elemente zu deuten. Es sind aber nicht austretende, sondern in den Dotter, bzw. in den Keimhof eintretende Zellen. Ihre Bildung ist an der Hand der in Fig. 9 mitgetheilten Beobachtungen leicht zu verstehen. Hier liegen der oberen grossen Keimwallzelle mehrere freigebliebene Zellen an mit dotterreicher breiter Randzone. Denkt man sich die *Zonae limitantes* an der Berührungsfläche dieser Zellen eingeschmolzen, so ergibt sich ohne Weiteres das oben beschriebene Bild von Zellen, die nur zur Hälfte frei, zur anderen Hälfte dem Keimwall eingefügt sind.

Eine andere, auf früheren Stufen der Keimhofbildung zu beobachtende Eigenthümlichkeit ist folgende: Innerhalb des Keimhofes, besonders häufig innerhalb des Keimwalles, finden sich scharf umgrenzte runde Zellen, rings von Dottermasse umgeben. Auch kommen gelegentlich runde Lücken vor, als ob solche Zellen aus ihrem Lager herausgefallen wären. Die im Keimhofe vorübergehend ihre Selbstständigkeit bewahrenden Zellen sind als solche zu verstehen, die von den Nachbarelementen überholt und umschlossen worden sind. Später findet man innerhalb des Keimhofes keine isolirten Zellen mehr vor.

### Der entwickelte Keimhof.

Bei Torpedokeimen erreicht der Keimhof den vorläufigen Abschluss seiner Bildung bei einer Grösse der Furchungskugeln von 30 bis 40  $\mu$ .

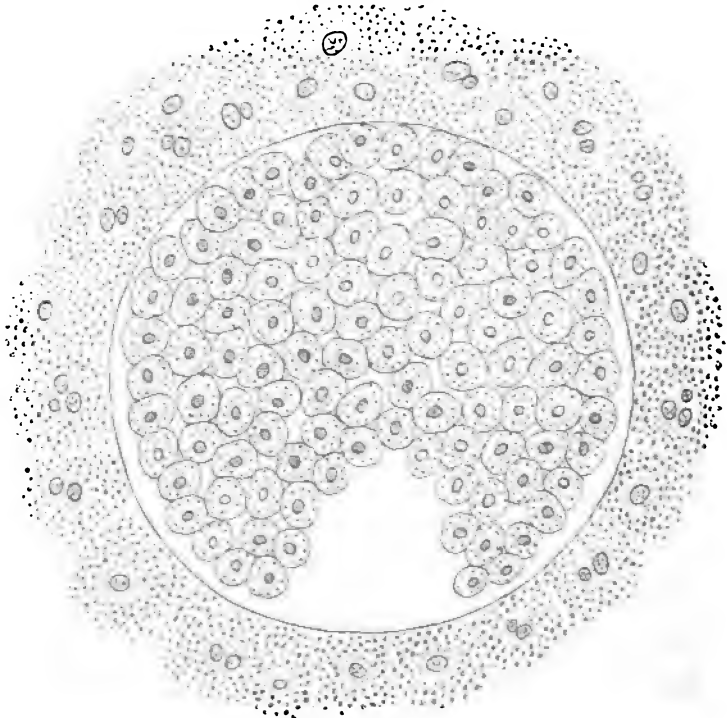


Fig 12.

Flachschnitt durch einen in Furchung begriffenen Keim vom Torpedo. Vergr. 110fach. Der Schnitt zeigt die Keimkeihe mit einem am hinteren Ende befindlichen Ansatzst.

Die Keimscheibe zeigt sich nunmehr, mit Ausnahme ihres vorderen Poles, vom Keimhofe getrennt. Der letztere ist da, wo er die Keimhöhle einfasst, glatt umsäumt. Der Keimwall ist im Allgemeinen kern- und dotterreicher als das Keimlager, auch ist sein vorderer Umfang etwas kräftiger entwickelt als der hintere.

Gemäss der früher gegebenen Darstellung ist der Keimhof aus der Verschmelzung von Randzellen der Keimscheibe entstanden, nachdem diese reiche Mengen von Dotter aufgenommen und sich dadurch erheblich vergrössert hatten. Zu einem Syncytium bildete er sich dadurch um, dass die scharfe Abgrenzung seiner Zellen durch *Zonae limitantes* verloren ging. Indessen sind im Keimhof, trotz des Schwindens der *Zonae limitantes*, die ursprünglichen Zellenterritorien auch jetzt noch zu erkennen. Den Mittelpunkt jedes Territoriums bildet ein den Kern (bezw. die Kerne) umgebender dotterfreier Protoplasmahof, der dem centralen Verdichtungshofe der ursprünglichen Keimzellen gleich zu setzen ist. Diesen Hof umgiebt eine breite, von reichlichen Dotterkörnern durchsetzte Zone, die der Gerüstzone der Keimzelle entspricht. Zwischen die durch Dotterkörner getrühten Felder schieben sich aber hellere Zwischenstreifen ein, als Repräsentanten der früheren vorhandenen hyalinen Randzonen. (Fig. 12.) Diese Reste der ursprünglichen Zellengliederung des Keimhofes verlieren sich in der Folge und der Keimhof selber nimmt mehr und mehr einen anderen Charakter an, von dem in den nachfolgenden Abschnitten die Rede sein soll.

Behandelt man das Keimhofgewebe mit der Altmann'schen Pikrinsäure-Fuchsinlösung so färbt sich der protoplasmatische Verdichtungshof roth, ebenso färben sich die von ihm in die umgebende Zone ausstrahlenden Fäden; die Dotterkörner aber werden gelb und zwischen ihnen, sowie im Randgebiete der einzelnen Zellenterritorien bleiben zahlreiche Lückenräume ungefärbt. Es sind dies die ursprünglich vom Hyaloplasma eingenommenen Räume.

### Die Kerne und die Plasmazonen des Keimhofes.

Bei ihrem Uebergang in den Keimhof besitzen die Kerne anfangs dieselbe Grösse und sonstigen Eigenschaften, wie innerhalb der Keimzellen. Im dotterstrotzenden Keimhof gelangen sie aber unter ungewöhnlich günstige Ernährungsbedingungen, und dies äussert sich bald in einer üppigen Zunahme ihrer Entwicklung. Binnen kurzer Zeit vergrössern und vermehren sie sich in erheblichem Maasse und weiterhin entstehen mächtige und complicirt gestaltete Kernklumpen, von deren Eigenthümlichkeiten nachher die Rede sein soll.

Als Ausgangspunkt der Beschreibung mag eine mittlere Furchungstafe von *Torpedo* dienen, mit einer Grösse der Furchungszellen von  $40-45\ \mu$ . Die Zellkerne der Keimscheibe messen zu der Zeit  $13-15\ \mu$  in der Länge,  $10-12\ \mu$  in der Breite und sie sind von einem mässig dichten Chromatingerüst durchzogen, dessen Bälkchen aus stäbchenförmigen Gliedern bestehen. Anscheinend runde Körner, die man vielfach sieht, sind wohl als optische Querschnitte von Stäbchen zu verstehen. Vielfach zeigt sich eine strahlige Anordnung von Fäden um kleine als Kernkörperchen zu deutende Kugeln als Mittelpunkte herum, und es kann derselbe Kern mehrere solcher centrirter Systeme enthalten. Dagegen sind zur Zeit noch keine grösseren Kernkörperchen vorhanden. Das Chromatingerüst liegt vorzugsweise, falls nicht ausschliesslich, an der Kernperipherie. Die Kerne

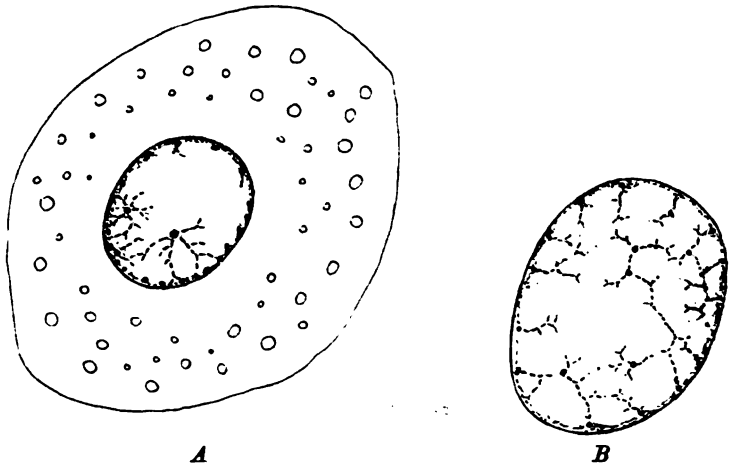


Fig. 13.

- A. Kern einer Keimzelle vom *Torpedo*. Länge des Kernes  $13\ \mu$ , breite  $11\ \mu$ .  
 B. Keimhofkern desselben Praeparates  $21\ \mu$  lang und  $15\ \mu$  breit. Vergr. 1700fach.  
 (Thioninbehandlung.)

des Keimhofes liegen auf dieser Stufe inmitten ihrer rundlichen Protoplasmazonen, so zwar, dass die einzelne Zone einen, häufig aber auch schon zwei oder drei Kerne enthält (Fig. 12). Neben solchen Kernen, die noch ihre ursprünglichen Maasse bewahrt haben, finden sich andere, deren Durchmesser schon erheblich vergrössert ist (bis auf  $20-25\ \mu$  und darüber). Figur 13 zeigt, bei derselben Vergrösserung gezeichnet und aus demselben Praeparate, den Kern einer Keimzelle und einen Keimhofkern. Die vergrösserten Keimhofkerne sind anfangs auffallend durchsichtig und das Chromatingerüst wie ausgezogen und verfeinert, als ob in Folge einer Quellung des Kernes die Fäden gestreckt worden wären. Noch deutlicher

als an den Kernen der Keimzellen erkennt man die peripherische Lagerung des Gerüstes. Die Contourlinie des Kernes ist nach einwärts mit Durchschnitten von Chromatinfäden besetzt; grosse Strecken des Kerninnern, und an einzelnen entsprechend getroffenen Durchschnitten der gesamte Binnenraum sind frei von hindurchtretenden Gerüstbalken. Auch haben diese jüngeren Keimhofkerne noch keine grösseren Kernkörper.

Als besondere Eigenthümlichkeit der Keimhofkerne sind neben ihrer Gruppenbildung die erheblichen Grössenschwankungen hervorzuheben. Während die Kerne der Keimscheibe für jede gegebene Entwicklungsstufe

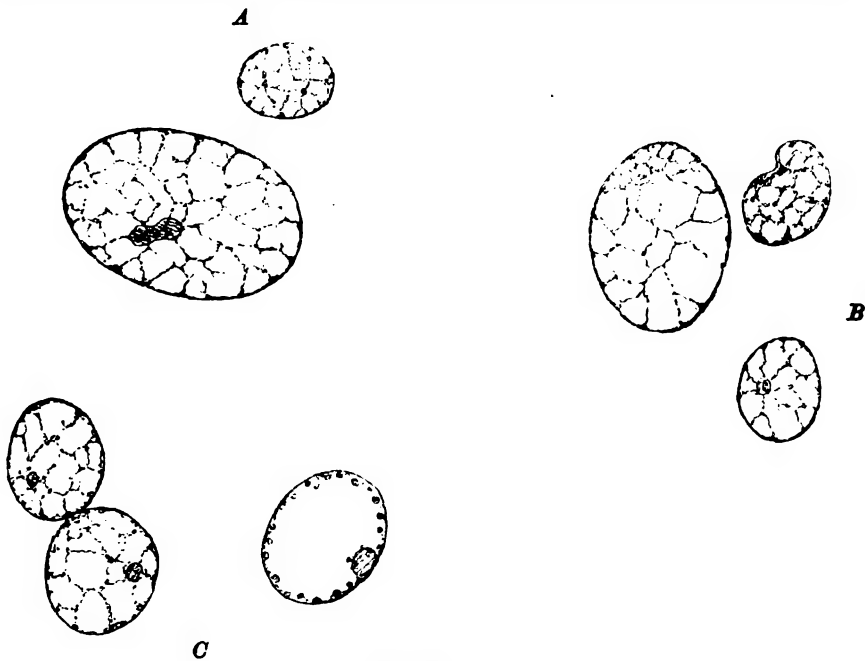


Fig. 14.

Drei Gruppen von Keimwallkernen (Torpedo). Die Gruppen *A* und *B* zeigen nebeneinander grössere und kleinere Körner, die Gruppe *B* einen kleineren Kern mit gröberen und einen grossen mit feineren Balken. In der Gruppe *C* findet sich ein Kerndurchschnitt mit peripherisch liegendem Gerüst und Kernkörper und mit chromatinfreiem Binnenraum. Vergr. 1300fach.

nur wenig in ihren Dimensionen wechseln, kommen im Keimhof neben einander und in derselben Gruppe Kerne von völlig verschiedenen Grössen vor.<sup>1</sup>

In den folgenden Furchungsstadien nehmen Menge und Grösse der Keimhofkerne fernerhin zu, zugleich aber steigert sich deren Chromatin-

<sup>1</sup> Rückert, 1885, Nr. 51, S. 10 führt schon die veränderliche Grösse und die Gruppenbildung als besondere Charaktere seiner Merocytenkerne an.

Archiv f. A. u. Ph. 1897. Anat. Abthlg.



gehalt. Die kleineren Kerne zeigen dichte Gerüste mit breiten Bälkchen; in allen Kernen treten aber nunmehr, als eine Art innere Vorrathskammern, grosse Kernkörper auf. Sie sind dem Chromatingerüst eingelagert, und gleich diesem, liegen sie dicht an der Oberfläche der Kerne (Fig. 14).

Je mehr die Kerne zunehmen und sich vergrössern, um so mehr darf man erwarten, sie zusammengedrängt zu finden. Im weiteren Verlauf der Furchung und im Beginn der Formungsperiode treten sie in grösseren vielgestaltigen Complexen auf. Diese Complexe bestehen wohl zum Theil noch aus einzelnen, an einander sich abplattenden Kernen, znm anderen

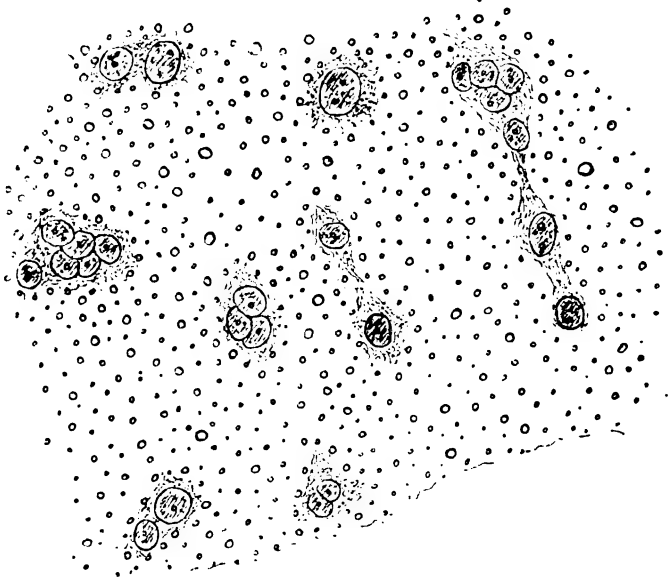


Fig. 15.

Aus dem Keimhof von Torpedo. Mittlere Grösse der Keimzellen ca.  $25\ \mu$ . Die Plasmahöfe beginnen sich zu strecken und theilweise miteinander zu verbinden. Vergr. 350fach.

Theil aber haben wir es bereits mit eigentlichen Riesenkernen zu thun, deren Charakteristik weiter unten gegeben werden soll.

Die Kerne des Keimhofes liegen, wie oben gezeigt wurde, inmitten von rundlichen Anhäufungen von Spongioplasma, die aus den Verdichtungs- zonen oder Areae centrales der ursprünglichen Keimzellen hervorgegangen sind. Da wo sich mehrere Zellschichten an der Bildung des Keimhofes betheiligt haben, liegt ein Theil der Kerne nebst den zugehörigen Areae anscheinend tiefer im Dotter begraben, während andere dem Rande der Keimhöhle näher liegen.

Im Verlaufe der Furchung tritt sodann ein Zeitpunkt ein, in dem die Form und relative Lagerung der Plasmahöfe sich zu ändern beginnt. Die Höfe ziehen sich zum Theil in die Länge und treiben mehr oder minder breite Zacken, mittels deren sie in die umgebende Dottersubstanz ausstrahlen, oder unter einander in Verbindung treten. (Fig. 15.) Auch zeigen sie zu der Zeit eine auffällige, anscheinend fein fibrilläre Structur.

Weiterhin tritt aber eine ausgiebige Lösung der Körner des Keimhofes und eine Aufhellung dieses letzteren ein. In dieser Zeit begegne ich auch in manchen meiner Praeparate grossen hellen Vacuolen mit randständigen Kernen.

### Der Keimhof im Beginn der Formungsperiode (Stufe A).

Durch die Lösung der zahlreichen Dotterkörner, welche eine Zeit lang die Hauptmasse des Keimhofes ausgemacht hatten, ist das Bild des letzteren gegen früher sehr verändert worden. Man übersieht jetzt nicht nur die Kernhaufen mit ihren Spongioplasmahöfen, sondern zugleich auch ein

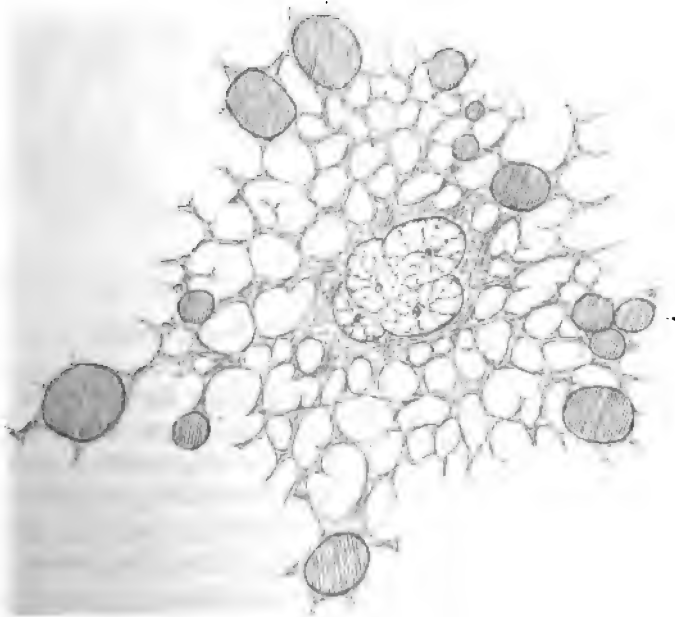


Fig. 16.

Pristiurus (Stufe A). Plasmakörper aus dem Keimhof. Verdichtungszone mit dem davon ausstrahlenden Gerüstwerk. Die äusseren Bälkchen tragen grobe Dotterkörner. Vergr. 1000fach.

reiches Gerüst gröberer oder feinerer Plasmabalken, die von den Areae ausstrahlen und sie unter einander in Verbindung setzen. Die Plasmahöfe nebst ihren Kernen sind nun fast durchweg an die freie Oberfläche herangerückt, am reichlichsten häufen sie sich im eigentlichen Keimwallgebiet, d. h. an der Peripherie des Keimhofes an.

Auf die Ursprungszellen bezogen, erkennen wir jetzt wieder die Bestandtheile 1 und 2 unserer früheren Aufzählung, die Verdichtungszone und die Gerüstzone (s. oben S. 21). Dagegen fehlt jegliche Spur einer Zona limitans, denn es stehen die Gerüstzonen benachbarter Zellenterritorien unter einander in directem Zusammenhang, und sie stellen damit ein Syncytium von besonderer Art her.

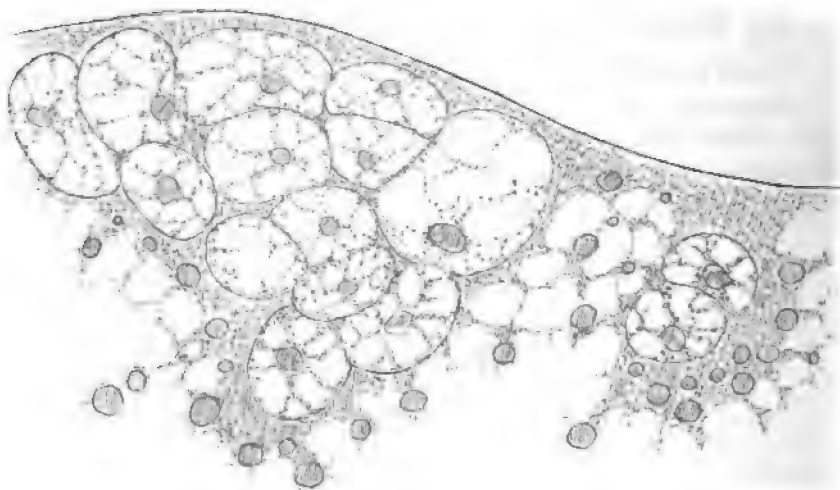


Fig. 17.

•Pristiurus (Stufe A). Keimhof. Vergr. 1000fach.

Nach der Seite des Dotters hin endigt das Keimhofgerüst frei, und seine in der Richtung vordringenden Bälkchen zeigen sich zum Theil mit Dotterkörnern groben Calibers (bis zu  $10\ \mu$  und darüber) beladen. Dies ist in der Weise zu verstehen, das nach Verbrauch des ursprünglich im Keimhof befindlichen Dottervorrathes die pseudopodienartigen Fortsätze der Plasmakörper neues Material in Gestalt gröberer Dotterkörner aus den

angehäuft, ein Capital, dessen Verwerthung einer nächstfolgenden Periode anheim fällt.

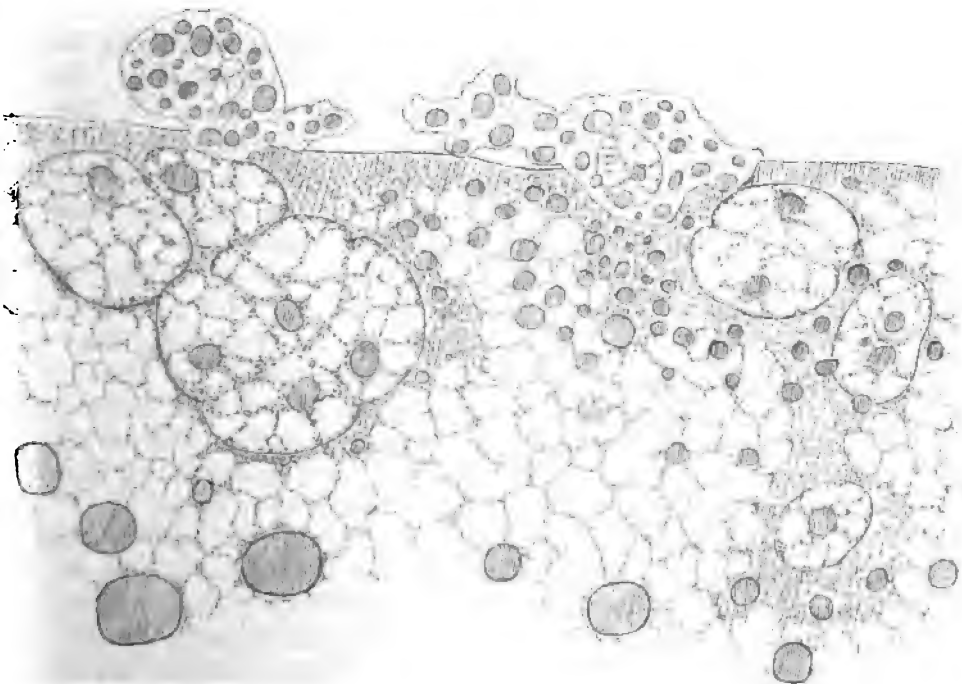


Fig. 18.

Pristiurus (Stufe A). Keimhof. Vergr. 1000fach.

### Die Kerne des Keimhofes<sup>1</sup> und ihre Vermehrung.

Bald nach Entstehung des Keimhofes beginnt dessen Kernmaterial erheblich zuzunehmen, und die Zunahme dauert bis in die Formungsstadien hinein fort. Die Kerne liegen anfangs einzeln, dann in Gruppen von 2 oder 3, und schliesslich bilden sie mächtige Klumpen von mannigfaltigen Formen, gelappte, Keulen- und Hufeisenformen, auch geschlossene Ringformen. Bei manchen dieser Kerncomplexe kann man über den Aufbau aus Einzelkernen noch zweifelhaft sein, die grösseren fallen meistens unter den Begriff der sog. Riesenkerne.

Die jüngeren Kerne besitzen, wie oben gezeigt wurde, ein aus gegliederten Fäden bestehendes lockeres Chromatingerüst. Erst von einer

<sup>1</sup> Synonyma für Keimhof- oder Periblastkerne sind: parablastische Kerne, Merocytenkerne, Dotterkerne.

bestimmten Zeit ab enthalten sie auch grössere Kernkörper, deren Durchmesser im Beginn der Formungsperiode von  $1\frac{1}{2}$  bis  $4\mu$  betragen kann. Die Kernkörper treten einfach, oder mehrere zugleich in einem Kern auf, und sie bilden in der Regel die Mittelpunkte für eine Anzahl strahlig zusammenlaufender Gerüstbalken. Häufig kehrt eine Anordnung wieder, wie sie der kleinere Kern von Fig. 14a und ein Theil der Kerne von Fig. 16—18 zeigen. Zwischen den Strahlensystemen verschiedener in einem Kern liegender Kernkörper verlaufen schmale, mit den Gerüstfäden verbundene Grenzlinien, als ob jedes einem Strahlensystem angehörige Territorium wenigstens virtuell einem besonderen Kern entspräche.

So bedeutend der Zuwachs an neuem Kernmaterial im Keimhof ist, so sind doch die Praeparate verhältnissmässig selten, die ein sicheres Urtheil über den Vermehrungsmodus gestatten. Das Vorkommen eingeschnürter Kernformen, das gleichzeitige Auftreten grösserer und kleinerer Kerne in derselben Gruppe und die Seltenheit im Auftreten einfacher Mitosen haben manche Forscher zur Ueberzeugung geführt, dass sich die Keimhofkerne amitotisch vermehren. Mit welchem Rechte man von einer amitotischen Vermehrung reden darf, soll nachher erörtert werden.

Mitose kommt bei den Keimhofkernen nachweisbar vor, aber bis jetzt ist die Zahl von Praeparaten, an denen ich über den Vorgang positive Erfahrungen sammeln konnte, eine unverhältnissmässig geringe gewesen. Dafür aber zeigte jedes Praeparat, an dem Kerntheilungsbilder auftraten, diese in grösster Reichlichkeit. Es ist somit der Schluss gestattet, dass der Vermehrungsprocess schubweise vor sich geht, und jeweilen in gewissen Intervallen vor sich geht.

Gewöhnliche bipolare Mitosen habe ich nur einmal an einem Praeparate gesehen, das mir Herr College Rückert anzuvertrauen die Güte hatte. Die Keimscheibe maass  $1.5\text{ mm}$ , die Zellen des Hypoblasten im Mittel  $18\mu$  (15 bis 21). Der Keimwall zeigte eine Anzahl von durchaus charakteristischen bipolaren Mitosen mit Fadenspindeln. An meinen eigenen Schnittreihen bin ich ähnlichen Bildern nicht wieder begegnet, wohl aber habe ich an einigen Reihen Verhältnisse getroffen, die auf complicirtere, pluripolare Theilungsreihen zu beziehen gewesen sind. Ich greife aus meinen Beobachtungsreihen zwei besonders bezeichnende heraus, und mache darauf aufmerksam, das sie völlig verschiedenen Entwicklungsstufen angehören.

I. Praeparat (Sel. 39) ist ein noch in Furchung begriffener Torpedokeim mit einer mittleren Grösse der Keimzellen von  $29\mu$  ( $25-33\mu$ ). Der Keim ist horizontal geschnitten und mit Methylenblau nach Nissl gefärbt worden. In dem sonst blass und diffus gefärbten Keimhofe sind so gut wie gar keine ruhenden Kerne zu sehen, dagegen fallen schon bei schwächerer Vergrösserung zahlreiche eigenthümlich zackige blaue Figuren auf, die sich,

mit starken Linsen untersucht, als Gruppen von kleinen Chromatinstäbchen erweisen (Fig. 19). Innerhalb jeder Gruppe liegen die Stäbchen strahlig um ein mittleres Feld, ein Polfeld herum. Sie sind längs feiner (achromatischer) Fäden angeordnet, die sich von einem Polfeld zum anderen erstrecken, wobei je eine Anzahl von Fäden zu einem Spindelsystem zusammentritt. Nun liegen aber die Stäbchengruppen zu drei oder noch mehr beisammen, und zwischen ihnen spannen sich zusammengesetzte Fadenspindeln aus. So zeigt Fig. 19, nach links abgehend, eine zweigetheilte Spindel. Eine dritte Spindel liegt rechts, ihr Zusammenhang mit der mittleren Gruppe ist aber unterbrochen. Sehen wir von letzterer Spindel ab und fassen bloß die links gelegene dreipolige Figur ins Auge, so bietet diese noch verschiedene Unregelmässigkeiten. Die drei Stäbchengruppen sind unter sich verschieden gross, und die von ihnen ausgehenden Chromatinstrahlen sind innerhalb derselben Gruppe ungleich lang. Auch finden sich neben einander Fäden, die fast ihrer ganzen Länge nach Chromatinstäbchen tragen, und solche, die davon beinahe frei sind. Polkörperchen habe ich nicht gesehen, lege indessen auf den negativen Befund kein Gewicht.

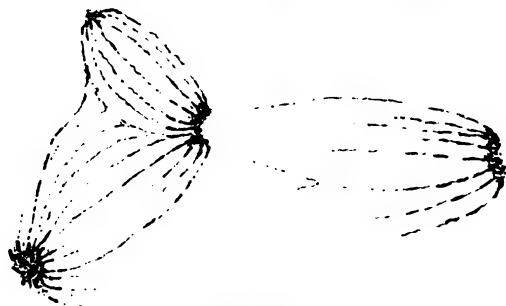


Fig. 19.

Kerntheilungsbilder aus dem Keimhof eines in Furchung begriffenen Torpedokeimes. Vergrössert 2000fach.

II. Das zweite hier zu besprechende Praeparat (Sel. 104 bis 106) umfasst die gleichfalls horizontal geführte Schnittreihe eines Torpedokeimes von Stufe D (Färbung mit Haematoxylin und Eosin). Die im Keimhofe zu Tage tretenden Bilder reihen sich denen des Praeparates I an, aber sie bieten noch grössere Mannigfaltigkeit der Erscheinungen. Ich knüpfe an Fig. 20 an. Rechts oben ist ein Complex von drei Stäbchengruppen, die dieselbe Anordnung zeigen, wie die Gruppe von Fig. 19, und die auch durch eine dreistrahlige Spindelfigur verbunden sind. Eine ähnliche Anordnung kehrt in dem Complex links unten wieder, nur finden sich hier massigere Anhäufungen von Chromatinsubstanz, und innerhalb der einzelnen Substanzgruppen ist die Sonderung in einzelne Stäbchen nicht mehr, oder nur sehr unvollständig zu übersehen. Die Ungleichheit in der Grösse der drei unter einander verbundenen Chromatingruppen ist hier sehr auffällig. Dazu zeigt die grösste der drei Gruppen noch einen weiteren, durch ein Fadensystem angefügten Anhang. Bei den beiden dreistrahligen Com-

plexen der Figur zeichnen sich an den einzelnen Gruppen die Polfelder durch entsprechende Abflachungen aus.

Weit verwickeltere Verhältnisse, als die immerhin noch leicht zu übersehenden dreistrahligen Complexe, zeigen die Bildungen rechts unten und links oben. Hier sind einige von den Chromatingruppen besonders massig, und von ihnen gehen Fäden nach völlig gekreuzten Richtungen ab. Zum Theil ordnen sich längs dieser Fäden einzelne Chromatinstäbchen, zum Theil aber finden sich an deren Stelle stärkere aus Chromatinmasse ge-

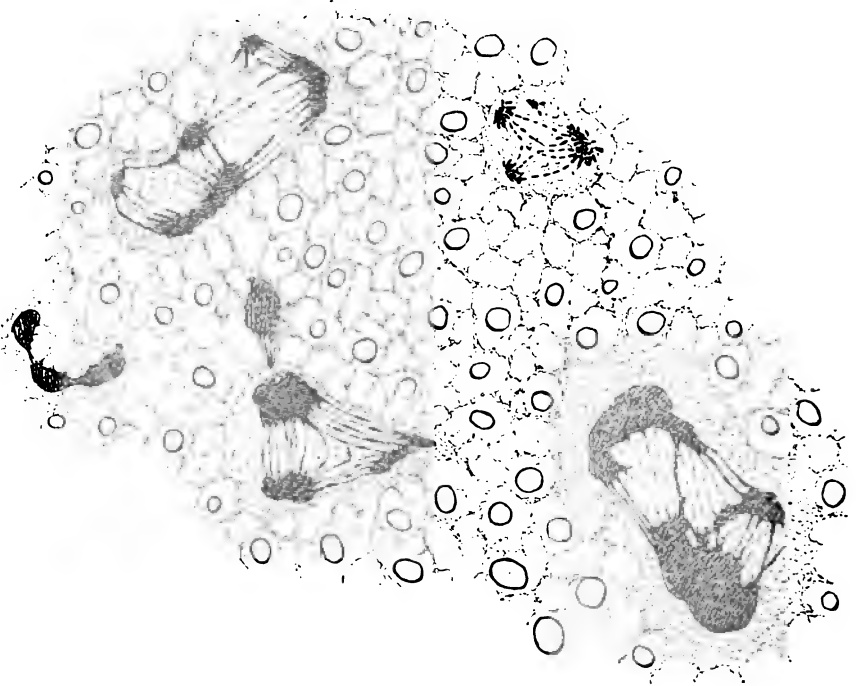


Fig. 20.

Flachschnitt aus dem Keimhofe von *Torpedo* oc. Stufe D. Vergr. 1000fach.

bildete Verbindungsstränge. Das Gesamtbild dieser Complexe gewinnt dadurch ein ziemlich unregelmässiges Aussehen.

Die an den Praeparaten I und II beobachteten Kerntheilungen fallen in die Kategorie pluripolarer Mitosen. Als Charaktere mitotischer Theilungsweise erkennen wir an ihnen die von einem Pol zum anderen sich erstreckenden achromatischen Fadensysteme und das Verhalten der einzelnen Fäden zu den Chromatinstäbchen. In neuerer Zeit sind pluripolare Kerntheilungen öfters beschrieben und discutirt worden, auch besitzen wir darüber eine recht ansehnliche Litteratur.

Die ersten klaren Beobachtungen über derartige Vorgänge waren wohl die von H. Fol an Seeigeleiern (1877). Fol beobachtete drei und vierstrahlige Kerntheilungen als Folge von künstlich eingeleiteter Polyspermie.<sup>1</sup> Späterhin haben (1887) die Gebrüder Hertwig die Versuche Fol's wieder aufgenommen und erweitert, und auch sie sind im Stande gewesen, an Echinoderneneiern auf experimentellem Wege Polyspermie und pluripolare Mitose hervorzurufen.<sup>2</sup> Im Uebrigen haben besonders pathologische Forscher der Mehrfachtheilung von Kernen ihre Aufmerksamkeit zugewendet (Eberth, J. Arnold, Denys, Hansemann u. A.). Im Vordergrund, zeitlich und wohl auch materiell, stehen die Arbeiten von J. Arnold. Arnold hat die bezüglichen Verhältnisse zunächst an den Riesenzellen des Knochenmarkes studirt, sodann haben er und seine Schüler Martin<sup>3</sup>, Waldstein und Werner das Vorkommen pluripolarer Kerntheilungen nicht nur an diesem Objecte weiter bearbeitet, sondern auch an Sarkom- und an Carcinomzellen neu nachgewiesen. Gleichfalls unter Arnold's Leitung hat solche Schottländer am Endothel der descemetischen Haut durch Entzündungsreize erzeugt. An die Arbeiten von Arnold und von seiner Schule haben sich sodann die von anderen Forschern, unter denen besonders Denys hervorzuheben ist, angeschlossen. Flemming hat, wenigstens in seinen früheren Arbeiten, die pluripolare Theilung von Kernen sehr zurückhaltend behandelt und sie wesentlich nur als abnormen Vorgang angesehen<sup>4</sup>.

Am meisten interessiren uns hier die vorhandenen Untersuchungen, insoweit sie auf das Knochenmark Bezug haben. In dessen Riesenzellen treffen wir, gleichwie im Keimhof der Selachier, nicht allein pluripolare Theilungsvorgänge, sondern auch die verschiedenen Formen von Riesenkernen. Die hier beobachteten Bilder decken sich theilweise bis in ihre Einzelheiten hinein mit den von mir im Keimhof gesehenen, und was an dem einen Objecte zu ermitteln ist, kann vielfach zur Erläuterung des anderen herbeigezogen werden. Bei beiden Objecten drängt die Beobachtung einige Fragen von fundamentaler Bedeutung in den Vordergrund, von denen ich zunächst nur zwei der bedeutendsten hervorhebe: Stehen die pluripolaren Kerntheilungen in bestimmten Beziehungen zum Auftreten von Riesenkernen? Sind diese aus jenen abzuleiten, oder umgekehrt? Oder sind die

<sup>1</sup> H. Fol, 1877. Nr. 21 und 1879. Nr. 22.

<sup>2</sup> O. und R. Hertwig, 1887. Nr. 32. Zu vergleichen sind auch die Erörterungen von Boveri, 1888. Nr. 10. S. 178 ff.

<sup>3</sup> Martin hat schon 1881 sehr schöne regelmässige Drei- und Viertheilungen von Kernen mit ausgespannten Fadensystemen gesehen und abgebildet. Nr. 49. Taf. IV.

<sup>4</sup> W. Flemming, 1882. Nr. 17. S. 289 und 1887. Nr. 18. S. 445.



Riesenkerne stets als Product der sog. Amitose aufzufassen? Die zweite durch die Arbeiten Krompecher's in den Vordergrund gerückte Frage ist die, ob pluripolare Theilungen stets symmetrisch ablaufen, oder ob es auch asymmetrische Kerntheilungen giebt. Ich schicke die Behandlung der letzteren Frage voraus.

In einer Reihe von Aufsätzen ist während der letzten zwei Jahre Krompecher für die Ansicht eingetreten, dass es sich bei der pluripolaren Mitose stets um streng geordnete Vertheilung der Theilstücke im Raume nach dem Typus des Tetraeders, Octaeders, Hexaeders, Dodekaeders und Ikosaeders handle, und er führte zur Begründung der Ansicht an, dass er mit Hülfe von Modellen hunderte von Zeichnungen, die er sich von den pluripolaren Kerntheilungen eines Sarcoms gemacht hatte, habe zurecht deuten können. Der Versuch von Krompecher, eine strenge Ordnung in die Vorgänge pluripolarer Mitosen zu bringen, ist durchaus beachtenswerth, auch halte ich die schärfere Betonung einer stereometrischen Betrachtungsweise an und für sich für sehr verdienstlich.<sup>1</sup> Indem aber Krompecher mit Hülfe seiner Modelle die Möglichkeit erwiesen hat, die an Schnitten hervortretenden anscheinenden Unregelmässigkeiten pluripolarer Theilungsbilder auf regelmässige Grundformen zurückzuführen, hat er die Nothwendigkeit solcher Zurückführung noch nicht ohne Weiteres und für alle besonderen Fälle bewiesen. Zunächst ist hervorzuheben, dass Krompecher's Beobachtungen sich auf ein einziges Präparat (ein Sarkom) beziehen. Was für dieses gilt, braucht nicht nothwendig für andere Objecte zu gelten. Die Beobachtungen von Arnold und meine eigenen ergeben Ungleichheiten im Auftreten der auseinander weichenden Massen, die sich keinem einfachen Schema einpassen lassen. Auch Flemming,<sup>2</sup> Hansemann u. A. haben unzweifelhaft asymmetrische Kerntheilungen gesehen. Die stereometrischen Modelle von Krompecher können nur dann eine allgemein zwingende Bedeutung beanspruchen, wenn sie sich auf sorgfältige Reconstruction der an den verschiedenen Objecten zu beobachtenden Formen beziehen.

Bei der Frage von symmetrischer und asymmetrischer Theilung kommt übrigens noch ein besonderer Factor in Betracht, es ist dies die Variable der Zeit. Ehe man den zeitlichen Ablauf pluripolarer Theilungen gehörig

<sup>1</sup> Krompecher, Nr. 41 bis 48. Den Vorwurf den Krompecher seinen Vorgängern macht, alle pluripolaren Theilungen nur in die Ebene verlegt zu haben, halte ich für ungerecht. Man braucht nur die oben citirten Figuren von J. Arnold anzusehen, um zu erkennen, wie Arnold seine Objecte als körperliche verstanden hat. Dies lag ihm um so näher, als er isolirte, auf dem Objectträger rollbare Elemente zu beobachten hatte.

<sup>2</sup> Flemming, Bericht vom Jahre 1894, S. 115, sah asymmetrische Kerntheilungen in den Lungen von Salamanderlarven.

übersieht, bleiben die Eigenthümlichkeiten des Vorganges nur unsicher verständlich. Findet z. B. die Drei- oder Viertheilung eines Kernes simultan statt, so sind die Grundbedingungen der Substanzvertheilung andere, als wenn sich die Mehrfachtheilung auf eine Reihe von Doppeltheilungen zurückführen lässt. Schieben sich die Theilungsvorgänge zeitlich in einander, so kann dies nicht nur die Bildung von complicirten Theilungsspindeln, sondern auch die ungleiche Vertheilung der Chromatinmassen innerhalb eines Complexes zur Folge haben. Wenn sich  $a$  von  $b$  trennt, und  $b$  sofort wieder in  $b_1$  und  $b_2$  zerfällt, so sind die letzteren Theilstücke dem Theilstück  $a$  natürlich nicht gleichwerthig. Denkbar ist es auch, dass völlig asymmetrische Theilungsbilder als Zwischenphasen eines Processes aufzutreten vermögen, dessen Endergebniss gleichwohl die Zerklüftung in lauter gleiche Theilstücke ist. Inwieweit aber diese, oder ähnliche Verhältnisse in Betracht kommen, ist nur auf dem Wege sorgfältiger Einzelbeobachtungen festzustellen.

Die wichtigste vorliegende Frage ist die nach dem Zusammenhang zwischen pluripolarer Kerntheilung, Riesenkernbildung und Amitose. Verschiedene Autoren, so vor Allem H. E. Ziegler und sein Mitarbeiter vom Rath nehmen nicht allein an, dass Riesenkerne amitotisch sich bilden, sondern sie verküpfen mit dieser Annahme die Behauptung, dass die also entstandenen Kerne, sei es im Keimhofs des Fischeies, sei es anderwärts, einer progressiven Entwicklung unfähig seien. Die amitotisch entstandenen Riesenkerne sollen nur noch für Nebenzwecke brauchbar sein und im Uebrigen der Degeneration anheimfallen.<sup>1</sup>

Die Bezeichnung „amitotische Theilung oder Amitose“ ist von Flemming in die Litteratur eingeführt worden. Als synonyme Bezeichnungen sind im Gebrauch die Worte: „directe Theilung“ „Fragmentirung“ und „Kernzerschnürung“. Die von Flemming für die Amitose gegebene Definition beruht, wie dies schon das Wort ausdrückt, auf einem negativen Charakter. Flemming bezeichnet sie nämlich als diejenige Form der Kerntheilung „bei der die bekannte Fadenmetamorphose (Mitose) bei der Theilung des Kernes ausbleibt.“<sup>2</sup> Dies steht in Uebereinstimmung mit der üblichen Vorstellung, die man sich von der directen Kerntheilung macht. Man denkt sich, dass dabei der Kern, ohne Einschmelzung seiner äusseren Wand, durch eine von der

<sup>1</sup> H. E. Ziegler (1891, Nr. 65, S. 377 und anderwärts). Ziegler knüpft dabei an einen von Flemming hypothetisch ausgesprochenen Gedanken an. Aber dieser vorsichtige Forscher hat sich in der Folge ausdrücklich dagegen verwahrt, als Theilnehmer an den weitergehenden Ziegler'schen Behauptungen angesehen zu werden (*Jahresbericht* von 1894, S. 115ff. und S. 123).

<sup>2</sup> Flemming, 1893. Nr. 19. S. 44.

Oberfläche her einschneidende Furche in zwei oder mehrere Stücke von gleicher oder ungleicher Grösse zerfällt. Anstatt, dass sich bei der Mitose jedes einzelne Chromosom in zwei Hälften scheidet, deren jede einem der beiden Tochterkerne zufällt, soll bei der directen oder amitotischen Kerntheilung jede Kernhälfte die Bestandtheile mitbekommen, die sie von Anfang an besessen hat. Es sollen somit bei ihr die intimeren Theilungsvorgänge und Umlagerungen ausbleiben, die für die Mitose so charakteristisch sind. Lassen wir, der gegebenen Definition gemäss, die Begriffe „indirecte Theilung“ und „Amitose“ als gleichbedeutend bestehen, so liegt kein zwingender Grund vor, auch die Begriffe von „Amitose“ und von „Kernzerschnürung“ als sich deckend anzusehen. Man kann sich schon a priori Kernzerschnürungen denken, die sich mit mitotischen Vorgängen verknüpfen.

J. Arnold hat schon 1883 erkannt, dass man gegenüber von dem Reichthum an thatsächlichen Beobachtungen mit dem zweigliedrigen Schema der direkten und der indirecten Kerntheilung nicht auskommt,<sup>1</sup> und er hat damals versucht, ein viergliedriges Schema der Kerntheilungsvorgänge aufzustellen.<sup>1</sup> Dies Schema lautet:

- I. Segmentirung. Spaltung der Kerne in der Aequatorialebene in zwei oder mehrere nahezu gleiche Theile.
  1. directe Segmentirung ohne,
  2. indirecte Segmentirung mit Zunahme und veränderter Anordnung der chromatischen Substanz (Mitose).
- II. Fragmentirung. Zerschnürung der Kerne an beliebigen Stellen, in zwei oder mehrere gleiche, häufiger ungleiche Kernabschnitte, welche sich nicht durch regelmässige Theilflächen abgrenzen.
  3. directe Fragmentirung ohne,
  4. indirecte Fragmentirung mit Zunahme und veränderter Anordnung der chromatischen Substanz.

Für Arnold fallen also die Begriffe der directen Theilung und der Kernzerschnürung oder Fragmentirung nicht ohne Weiteres zusammen, denn er nimmt eine Form der Fragmentirung mit veränderter Anordnung der chromatischen Substanz an. Er zerlegt seine indirecte Fragmentirung in folgende vier Phasen:

- a) Zunahme der chromatischen Substanz, Bildung dichter Fadenknäuel

- c) Concentration der chromatischen Substanz nach bestimmten Mittelpunkten hin und Bildung dunkler kernartiger Gebilde, die durch hellere Zwischenstücke zusammenhängen.
- d) Trennung der einzelnen Kernstücke und Abschnürung des umgebenden Portoplasmas.

Die indirecte Fragmentirung Arnold's ist in der Folge von verschiedenen Forschern angegriffen worden, besonders von Denys und von seinem Schüler Demarbaix.<sup>1</sup> Letzterer versuchte einen Theil der Arnold'schen Bilder als cadaveröse Erzeugnisse zu interpretiren. Denys selber nimmt (1886) eine Theilung der Knochenmarkkerne durch Kinese (Mitose) und eine durch Stenose (Kernzerschnürung) an. Demarbaix

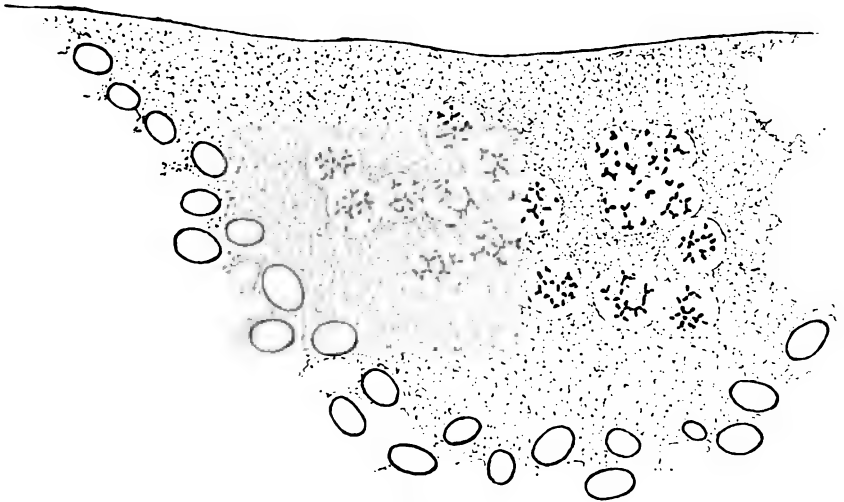


Fig. 21.

Senkrechter Schnitt durch das Keimlager eines Pristiuruskeimes, Stufe B. Vergr. 1000fach.

spricht sich aber (1889) viel radicaler aus und erklärt: „La division cinétique multiple est le seul mode de division bien établi des cellules géantes de la moelle. Les indices de division directe sont susceptibles d'autres interprétations.“

Das Hauptargument zu Gunsten einer directen Theilung bilden die eingesechnürten Kerne und unter diesen besonders die Riesenkerne. Gerade über diese Bildungen gewähren Schnitte des Selachierkeimhofes besonders wichtige Anschauungen und ich kehre zu deren Schilderung zurück: Ich wähle zunächst einen Pristiuruskeim von Stufe B (Praeparat Sel. 62). Das Präparat wurde schon vor zehn Jahren (1886) eingelegt, in Haematoxylin

<sup>1</sup> Denys, 1886, Nr. 14 und 1889, Nr. 15 und Demarbaix, 1889, Nr. 13, S. 53.

und Eosin gefärbt und in senkrechte Schnitte von je  $10\ \mu$  zerschnitten. Für feinere Kernstructuren ist dies ein etwas starkes Caliber, manche Stellen geben indessen doch völlig klare Anschauungen. Es finden sich verschiedene Phasen der Kernentwicklung, eine der interessanteren habe ich versucht in Fig. 21 wiederzugeben. Die Schnittstelle zeigt keine selbstständig abgegrenzten Kerne, sondern blasse Höfe, innerhalb deren einzelne, zum Theil unter einander verbundene Häufchen von Chromatinstäbchen liegen. Stellenweise sind die Stäbchen zu verzweigten Fäden oder zu deutlichen Knäueln verbunden. Charakteristisch für die Stufe sind ausser der Gruppierung der Chromatinstäbchen die negativen Eigenthümlichkeiten, das Fehlen von Kernkörperchen und das einer chromatischen Kernwand. Neben Kernfeldern, die, wie das Fig. 21 gezeichnete, an Chromatinstäbchen verhältnissmässig arm sind, liegen solche, die bei gleichfalls fehlender Wandschicht die Stäbchen zu dichten Haufen zusammengedrängt zeigen. Die Stäbchen können dabei eine mehr oder minder deutliche Centrirung nach bestimmten Mittelpunkten hin darbieten.

Die mit selbstständiger Wand versehenen Kerne des Praeparates liegen zum Theil in Gruppen beisammen, zum Theil sind es gelappte Riesenkerne mit zahlreichen Kernkörpern. Die Mehrzahl dieser Kerne besitzt eine intensive, stellenweise beinahe diffus aussehende Färbung. Ein Theil derselben zeigt noch ein dichtes, mit feinen Chromatinkörnern durchsetztes Gerüst, bei anderen tritt der feinkörnige Charakter so in den Vordergrund, dass ein Gerüst nicht mehr erkennbar ist.

Wenn das eben beschriebene Praeparat nach Schnitttrichtung und Schnittstärke zur scharfen Verfolgung sämtlicher Details etwas ungünstig sein mochte, so hat dafür das S. 39 besprochene Praeparat (Sel. 104 bis 106) sehr reichhaltige und belehrende Anschauungen geliefert. Ausser den bereits erörterten und durch Fig. 20 illustrierten Theilungsbildern zeigt es nämlich eine Reihe fernerer, auf Kernumbildung zu beziehender Phasen, deren wichtigere ich nach Nummern geordnet aufzählen will. Bei deren Beschreibung werde ich die grösseren in den Kernen liegenden Chromatingebilde, dem Herkommen folgend, als Kernkörper bezeichnen, mit dem ausdrücklichen Vorbehalt, dass diese Bezeichnung keinen specifischen Sinn beanspruchen soll.

1. Kerne von einfachen, gerundeten Formen, mit scharf abgesetztem Kernkörper und mit lockeren, dem Kernkörper und die die Wandschicht ein-

mässig vertheilt und auch in der Form atypisch, häufig mit Einschnürungen. Die Substanz dieser Kerne ist stärker gefärbt als die vom ersten Typus, sie zeigt ein dichtes Chromatingerüst, in dem zwar einzelne Klümpchen und Punkte aber keine Stäbchen unterscheidbar sind. (Fig. 22.)

3. Einfache und complicirt geformte Kerne. Die Menge der Kernkörper scheint, was allerdings schwer zu bestimmen ist, vermehrt, deren Grösse vermindert zu sein. Auch hier sieht man eingeschnürte Formen von Kernkörpern und, hier und da, an deren Stellen Häufchen kleiner Chromatinbröckel. Die Substanz des Kernes zeigt nunmehr eine intensive, anscheinend diffuse Färbung und ein feinkörniges Gefüge. (Fig. 23.) An dünneren Stellen bekommt man den Eindruck, als ob die feineren Chromatinkörnchen einem äusserst dichten und zarten Fadengerüst eingelagert seien. Je feiner und je dichter die Körnchen sind, um so undurchsichtiger erscheint die Substanz dieser Kerne und um so mehr macht sich der Anschein diffuser Färbung geltend. Eine wirklich diffuse Färbung setzt das Vorhandensein gelösten Farbstoffes voraus, eine Annahme, zu der bis jetzt keine sicheren Anhaltspunkte vorliegen.

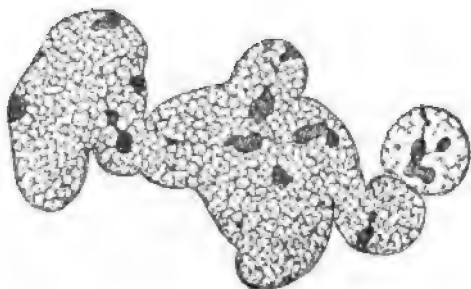


Fig. 22.

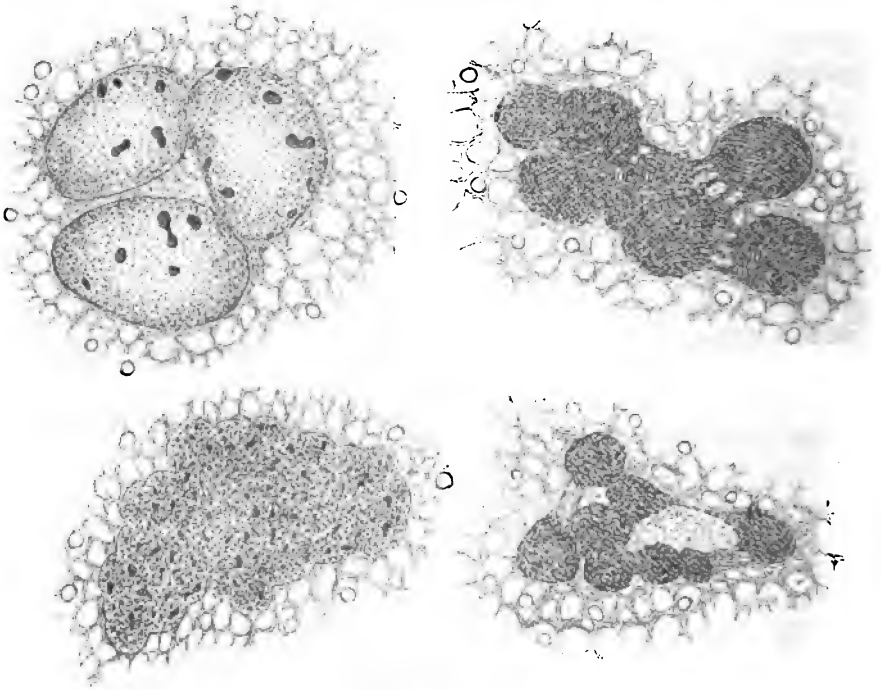
4. Die Kerne verlieren ihre geschlossene Umgrenzung. Es scheidet sich in ihnen, wie die Betrachtung der etwas durchscheinenden Ränder ergibt, das Kernplasma als blässere Grundsubstanz von den auf das Reichlichste eingelagerten Chromatinkörnern. Die letzteren bilden keine geschlossene Wandschicht mehr, sie dringen auch nicht überall gleich weit nach aussen vor, und es gewinnt dadurch der Rand ein unregelmässig umgrenztes Ansehen. Im Uebrigen erreicht jetzt die Intensität der Kernfärbung ihr Maximum. Grössere scharf umgrenzte Kernkörper sind nicht mehr zu finden, dafür aber unregelmässig zerstreute Chromatinklümpchen von wechselnder Grösse und Gestalt (Fig. 24).

Riesenkern vom Typus 2. Daneben ein kleiner Kern vom Typus 1. Vergr. 1200fach.

5. Die einer Wandschicht entbehrende Kernmasse beginnt nunmehr in einzelne grössere Ballen aus einander zu weichen. Die ersten Anfänge des Processes können sich schon auf Stufe 4 als buchtige Einbiegungen der Oberfläche bemerkbar machen. Weiterhin treten aber zwischen den stark gefärbten Ballen von Kernsubstanz hellere Zwischenräume auf. (Fig. 25 und Fig. 26.) Die auseinander weichenden Ballen bleiben dabei

durch Zwischenbrücken verbunden, die entweder aus blossem Kernplasma bestehen, oder die noch einzelne Stränge von Chromatinmasse enthalten. Die Form der kleineren Chromatinkörner ist eine längliche. Die ausgeprägten Stäbchen späterer Stufen finde ich indessen noch nicht vor.

An die eben beschriebenen Formen schliessen sich die aus einander weichenden Kernmassen an, die oben als pluripolare Theilungen beschrieben worden sind. In sehr charakteristischer Weise spannen sich nunmehr



Figg. 23 bis 26.

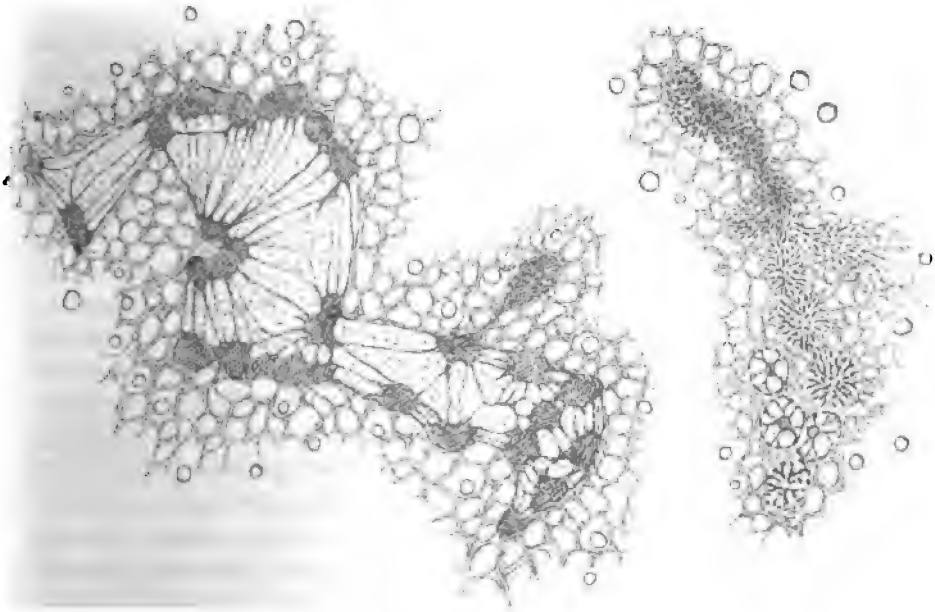
Vier Kernecomplexe von den Stufen 8, 4 und 5. Vergr. 1200fach. Ich bemerke dabei, dass es ein Zufall ist, wenn die Kerne von Fig. 23 nicht die gelappten Formen von Riesenkernen zeigen. Ich hätte auch Riesenkerne derselben Entwicklungsphase zeichnen können. Auch sind diese vier Figuren in der Wiedergabe nicht besonders glücklich gerathen.

zwischen den aus einander getretenen Stücken Systeme plasmatischer Fäden aus, die bald mit Chromatinbestandtheilen besetzt, bald davon frei sind. Für die mit Fadensystemen versehenen Kerncomplexe sind, der klaren Darstellung wegen, zwei Stufen aus einander zu halten, nämlich

7. Kerncomplexe mit Fadensystemen, bei denen die einzelnen auseinanderweichenden Chromatingruppen einen deutlichen Aufbau aus Stäbchen, sowie auch Andeutungen von Polfeldern zeigen. (Fig. 19.)

8. Reconstructionsphasen: Das Chromatin findet sich durchweg in Form von Stäbchen, die nunmehr gruppenweise beisammen liegen. Innerhalb jeder Stäbchengruppe convergiren die Stäbchen im Allgemeinen gegen einen Mittelpunkt hin. Dabei zeigen sie sich schon vielfach zu kleinen Ketten und weiterhin auch zu Knäueln verbunden. (Figg. 29 u. 30.)

9. Der Aufbau neuer Kerne schliesst ab mit der Bildung von Kernkörpern und von einer Wandschicht. Beide Arten von Gebilden gehen



Figg. 27 und 28.

Fig. 27. Grösserer Kerncomplex mit Fadensystemen. Fig. 28. Kerne in Reconstruction.

aus Chromatinstäbchen hervor. Für die Kernkörper ist dies daraus zu erschliessen, dass sie im Convergenzpunkt zusammenstrahlender Stäbchenketten entstehen und dass sie auch nach erfolgter Bildung als Centren des Chromatingerüstes sich erhalten. Die Bildung der Kernwand aus Stäbchen lässt sich aber direct beobachten, denn man sieht Kerne, deren Grenzsicht nur vereinzelte Stäbchen, andere in denen sie kürzere oder längere Stäbchenketten enthält. (Fig. 28 bis 30.)

In der Ziffernfolge der oben beschriebenen Kernbilder habe ich versucht, die zeitliche Entwicklung der Stufen zum Ausdruck zu bringen. Dabei



hätte Stufe 1 ebensowohl an das Ende, wie an den Anfang der Reihe gestellt werden können. Mit der gegebenen Reihenfolge stimmt auch die räumliche Vertheilung der einzelnen Phasen. Nahe beisammen liegend finden sich in den Schnitten solche Stufen, die auch nach der Ziffernfolge zusammengehören, wie z. B. 2 und 3, 4 und 5, 8 und 9. Die tieferen durch den Keimhof gelegten Schnitte zeigen vorwiegend einfachere Kernformen von mässiger Grösse und von der Organisation von Stufe 2. Weiterhin folgen die dunkler gefärbten Formen 3, 4 und 5. Den eigentlichen Theilungsbildern begegne ich dicht unter der Oberfläche des Keimhofes, und die kleinfragmentirten Complexe (Fig. 27 und 28) finden sich in grösserer Menge unter dem extraembryonalen Gefässblatt. Uebersieht man die gesammte Reihe von Bildern, so ist nicht zu verkennen, dass sie die Phasen eines einheitlichen Processes darstellen, dessen Endergebniss die Bildung von neuen Kernen, sei es von einfachen oder von Riesenkernen, ist. Diesem Gesamtprozess schalten sich als intermediäre Glieder auch die auf pluripolare Theilung zu beziehenden Vorgänge ein.

Der Prozess beginnt, obiger Darstellung zu Folge, damit, dass das Chromatingerüst dichter und feingliedriger wird. Im weiteren Verlauf kommt es nicht nur zu einem Zerfall der Kernkörper und der Kernwand, sondern zu einer beinahe staubartigen Zertheilung des gesammten Chromatins. Es scheinen, soweit man an durchsichtigen Stellen ermitteln kann, die also entstehenden feinsten Chromatinkörnchen noch durchweg einem Fadenwerke eingelagert zu sein. Ob die zeitweise vorhandene diffuse Färbung der Kernsubstanz von der feinen Zertheilung der Körnchen herrührt, oder von der Existenz gelösten Chromatins, mag vorläufig unentschieden bleiben. Die letztere Annahme ist jedenfalls keine durch die Beobachtung gebotene Nothwendigkeit. Auch die Frage ist schwer zu lösen, weshalb sich die Kernsubstanz in der Zeit kurz vor und während der Theilung so besonders intensiv färbt.

Nachdem Kernkörperchen und Kernwand auch ihrerseits zerfallen sind und die Chromatinmassen sich gleichförmig zertheilt haben, beginnt die Neugruppirung des gegebenen Materiales. Einmal kommt es zur Bildung von Chromatinstäbchen, die Anfangs klein und undeutlich, in der Folge aber scharf umgrenzt sind. Sodann aber scheidet sich die Kernmasse in einzelne Stücke, die allmählich auseinander rücken, dabei aber durch breite Plasmabrücken mit einander verbunden bleiben. An Stelle dieser breiten Brücken tritt weiterhin ein System von gesonderten Fäden. Die breiten Brücken sowohl, als die Fadensysteme, können Chromatin einschliessen.

Für die verschiedenen von mir beobachteten Phasen der Kernbildung finden sich, wie die Litteratur ergibt, Parallelen in den Zellen des Knochenmarkes. Zahlreiche Figuren von Arnold, von Denys u. A. zeigen die strahlige Anordnung der Gerüstbalken ruhender Kerne um die Kernkörper herum. Ebenso finden sich bei Knochenmarkszellen die Phasen feiner Gerüstbildung im Kern, obige Phase 2.<sup>1</sup> Die intensive und weiterhin diffuse Färbung der Uebergangsphasen findet sich bei Arnold sehr ausdrücklich betont. Weiter zeigen seine Figuren das Auseinanderweichen unregelmässiger klumpiger Massen.<sup>2</sup> Arnold deutet seine Figuren als indirecte Theilungen, aber als keine Mitosen, und sein Schüler Werner hebt sogar ausdrücklich hervor, dass er an seinen Praeparaten Nichts von achromatischen Fäden gesehen habe.<sup>3</sup> Es kann dies an ungünstiger Fixirung der Praeparate gelegen haben. Dafür zeichnet Denys mehrfach sehr ausgeprägte Fadensysteme.<sup>4</sup> Sehr anschaulich sind auch in den Tafeln von Denys und in denen von Demarbaix die Stäbchenstructuren der sich regenerirenden Kerne dargestellt. Auch einige der Hanseemann'schen Figuren lassen sich hier anführen.<sup>5</sup>

Darf man nun die oben besprochene Art von Kernbildung als Mitose oder als Amitose bezeichnen? Fällt sie unter das Schema der indirecten oder der directen Theilung? Um Amitosen oder um directe Theilungen im herkömmlichen Sinn handelt es sich sicher nicht. Will man aber den Vorgang als Mitose bezeichnen, so kann dies nur unter der besonderen Voraussetzung geschehen, dass man diesen Begriff erheblich erweitert und modificirt. Sieht man als das Wesentliche der Mitose eine Zertheilung und völlig neue Gruppierung der Chromatinmassen an, sowie eine Ansammlung der letzteren um bestimmte Mittelpunkte herum unter Betheiligung von Systemen achromatischer Plasmafäden, so darf die oben beschriebene Theilungsweise als pluripolare Mitose bezeichnet werden. Definirt man aber die Mitose als einen Process, bei dem die in fester Zahl vorhandenen Chromosomen eine regelmässige Zweitheilung erfahren und in ebenso regelmässige Wanderung sich um zwei Pole herum gruppieren, so passt das Wort auf unseren Vorgang nicht. Will man nicht über diese engere Definition hinausgehen, dann ist es am besten für die vorliegende Theilungsform eine besondere Bezeichnung, etwa die Arnold'sche einer indirecten Fragmentirung anzunehmen. Seinem eigentlichen Wesen nach kann aber dieser

<sup>1</sup> Arnold, 1886. Virchow's *Archiv*. Bd. LVI. Taf. IV, 4, 5, 6, 7 u. Denys, 1886. *Cellule* II. Taf. II, 88, 89 u. A.).

<sup>2</sup> Im ersten Beginn von Phase 5, a. a. O., Fig. 6 und im weiteren Verlauf von Phase 6, a. a. O. Figs. 1, 2, 3, 4 und 12.

Fragmentirungsmodus von der gewöhnlichen Mitose deshalb nicht allzusehr verschieden sein, weil wir ihn in der Lebensgeschichte der fraglichen Kerne beiderseits zwischen bipolare Mitosen eingeschaltet finden. Die Kerne, aus denen die Keimhofkerne entstanden sind, haben sich ursprünglich durch bipolare Mitose getheilt, und die letzten Theilproducte der Riesenkerne vermehren sich auch wieder durch bipolare Mitose.

Völlig abweichend vom Ablauf einfacher Mitosen ist die während des Vorganges eintretende Zerstäubung des Chromatins. Bis vor Kurzem würde ein derartiger Process noch ohne jegliche Analogie gewesen sein, indessen haben in den letzten Jahren Rückert<sup>1</sup> und Born auf Verhältnisse während der Reifung des Ovarialeies hingewiesen, die offenbar hierher gehören. Es handelt sich bei diesen ihrem Wesen nach noch vielfach unverstandenen Vorgängen um anscheinende Vermehrung und vorübergehende feine Vertheilung der Chromosomensubstanz, wobei indessen die knäueiförmige Anordnung der Substanz längs achromatischer Fäden niemals verloren geht. Aus der, wie Born sich ausdrückt, wolkenartig vertheilten Masse gehen in der Folge wieder compacte Chromosomen hervor. Ich darf nur flüchtig auf diesen im Werden begriffenen Erfahrungskreis hinweisen, der uns im Zellenleben neue Seiten aufzudecken verspricht. — Nach einer anderen Richtung hin erschien es mir vorsichtig, in meiner Beschreibung den Ausdruck „Chromosomen“ zu vermeiden, weil diese Bezeichnung für ganz bestimmte Organe der bipolaren Mitose geschaffen worden ist. Ob die Chromatinstäbchen durchweg den Namen von Chromosomen verdienen, muss erst fernere Forschung erweisen. Vorläufig erscheint es kaum wahrscheinlich, dass bei pluripolarer Theilung das einzelne Stäbchen in ebenso viele Längstheile zerfällt, als sich Kernfragmente bilden. Die Umlagerung der Mikrosomen vollzieht sich wohl eher während der Periode ihrer feinsten Zertheilung.

Ich komme nun zur Frage von den Riesenkernen und glaube deren Entstehung in befriedigender Weise verfolgt zu haben. Bei der Kerntheilung, mag sie bipolar oder pluripolar eingeleitet sein, bleiben die Theilstücke Anfangs noch durch Plasmafäden mit einander verbunden. Mit der Lösung dieser Fäden und mit dem Uebergang der ihnen anhaftenden Chromatinstäbchen in ein oder in das andere Theilstück ist die Trennung vollendet, und jedes Theilstück kann sich nun wieder, unter Herstellung einer Wandschicht, zum fertigen

der je nach Umständen Biscuitform, Hufeisenform oder selbst Ringform besitzen kann. Ich verweise als Beispiel auf die Figg. 29 u. 30. Der Fig. 30 dargestellte hantelförmige Kern zeigt in seinem Inneren noch achromatische, aus einer in die andere Hälfte übergehende Fäden. Die Wand des Kernes ist in Bildung begriffen und enthält vereinzelt liegende Chromatinstäbchen.

Der gegebenen Darstellung zufolge entstehen Riesenkerne nicht auf dem Wege einfacher Zerschnürung, sondern sie verdanken ihren Ursprung einem wesentlich complicirteren Vorgang. Dabei sehen wir die Zeit als

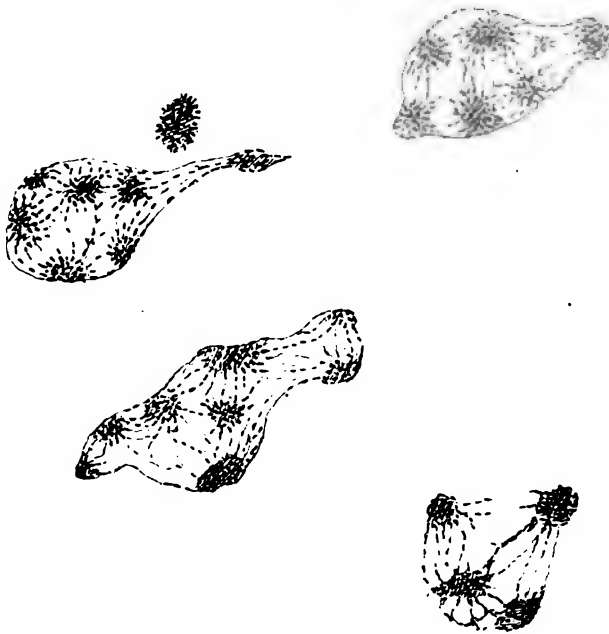


Fig. 29.

Riesenkerne in Reconstruction. Vergr. 1200 fach.

formbestimmenden Factor eingreifen. Je rascher sich im Verhältniss zu den übrigen Vorgängen die einzelnen Chromatingruppen von einander sondern, um so vollständiger zerfällt der Gesamtcomplex in getrennte Kerne. Je langsamer aber die Theilung geschieht, um so mehr liegen die Bedingungen zur Riesenkernbildung vor. Die Persistenz achromatischer, oder mit Chromatinstäbchen besetzter Verbindungsfäden in der Zeit, da sich die Kernwand schon bildet, führt nothwendig zur Entstehung complicirter Kernformen. Die Riesenkerne des Keimwalles sind unvollkommen getrennte Kerne, bzw. Kerne, die in ihrer Trennung verzögert worden sind.

Es ist nicht undenkbar, dass in gewissen Fällen eine verzögerte Theilung nachträglich noch vollendet werden kann. Es wäre dies eine einfache Zerschnürung, die wir allerdings nicht als selbstständigen Process, sondern nur als Schlussact einer vorangegangenen Fragmentirung anzusehen hätten. Beobachtungen, die eine solche nachträglich eintretende Zerschnürung von Riesenkernen beweisen, kenne ich nicht. Wohl aber lassen sich sehr entscheidende Thatsachen dafür beibringen, dass Riesenkern auf dem Wege erneuter pluripolarer Theilung in eine grössere Zahl von einfacheren Kernen zerfallen können. Ich verweise in der Hinsicht auf die

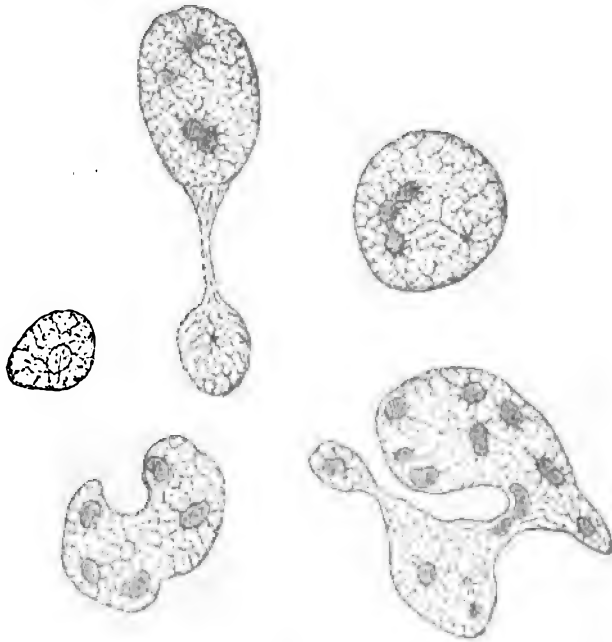


Fig. 30.

Riesenkern in Reconstruction. Vergr. 1000fach.

Fig. 27 u. 28. Bei Fig. 28 zeigt die Anordnung der in Regeneration begriffenen Kerne, dass sie aus einem gemeinsamen Complex bzw. aus einem langgestreckten Riesenkern hervorgegangen sein müssen. Noch überzeugender aber sind Anschauungen, wie sie Fig. 27 wiedergeben. Hier liegt ein verwickelter Complex von mindestens 30. durch Fäden zusammen-

Fassen wir die Generationen der aus einander hervorgehenden Kerne als ein Ganzes zusammen, so erscheinen innerhalb dieser Generationen die Riesenkerne als blosse Zwischenglieder. Ihre Bildung hängt auf das Innigste mit dem Auftreten pluripolarer Kerntheilungen zusammen. Die besondere Bedingung, die zur pluripolaren Kerntheilung und zur Riesenkernbildung führt, ist wohl die ungewöhnlich günstige, durch den Dotter gebotene Ernährung. In der Hinsicht stimmt meine Ueberzeugung mit den Aeusserungen von Krompecher überein. Allerdings geht dieser Autor noch einen Schritt weiter als ich, denn er stellt die Thesis auf: „Die Mehrtheilung von Kernen ist keine pathologische Theilung, sie kommt überall vor, wo die Ernährung der Gewebe gesteigert ist.“ Etwas vorsichtiger möchte ich die letzte Hälfte des Satzes formuliren: „Bedingung der Mehrtheilung ist eine specifisch gesteigerte Ernährung der Gewebe.“

Kernkörper und Centrosomen. Die ursprünglich vorhandenen Kernkörper zerfallen beim Beginn der Kerntheilung, und ihre Reste verlieren sich im allgemeinen Gemenge von Chromatinkörnern. Bei der Reconstruction der Kerne müssen sich somit auch die Kernkörper von neuem zusammenbauen. Da, wo man Gelegenheit hat, den Process zu übersehen, findet man ihn durch Anhäufung von Chromatinstäbchen eingeleitet, und später, wenn sich Kernkörper bereits wieder gebildet haben, zeigen sie sich mit strahlig angeordneten Stäbchenketten verbunden. Dies führt zum Schluss, dass die Kernkörper durch Zusammenfügung von Chromatinstäbchen entstehen. Bilden sich in einem Kern mehrere Kernkörper, so wird jeder derselben zum besondern Centrum für die Gerüstbälkchen seiner Umgebung. Ist obige Auffassung von der Bildungsweise der Kernkörper berechtigt, so sind diese vom übrigen Kerngerüst nicht zu scheiden, sie erscheinen, worauf ja auch die oben besprochenen Beobachtungen (S. 33) hingewiesen hatten, als eine Art von Vorrathskammern für Chromatinsubstanz.

Der gesammte Kerntheilungsprocess mit den aus einander rückenden Substanzmassen, mit den sich ausspannenden Fadensystemen und mit der nach bestimmten Mittelpunkten gerichteten Anordnung von Chromatin- und

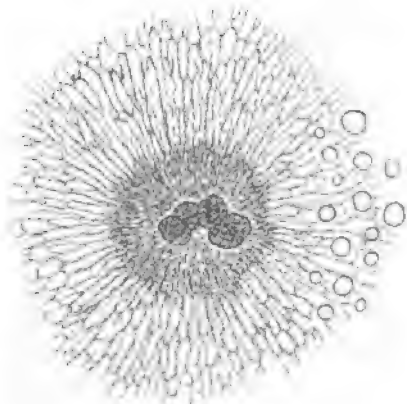


Fig. 31.

Protoplasmastrahlen in der Umgebung einer Kernanlage des Keimhofes. Vergr. 700fach.

von Plasmastrahlen weist auf das Vorhandensein bestimmter Anziehungscentren hin. Auch im Plasma ausserhalb der Kernanlagen treten zeitweise sehr ausgeprägte Strahlungen auf (Fig. 31.). Ich vermag zur Zeit nicht sicher auszusagen, dass der richtende Einfluss von Centrosomen ausgehe, denn es ist mir bis jetzt nicht gelungen, in der Nähe der sich theilenden Keimhofkerne solche Körperchen zu sehen. Der negative Befund will aber nicht viel heissen, denn das Herausfinden von Centrosomen aus dem Gewirre stark tingirbarer Bestandtheile verlangt jedenfalls eine ganz besondere Technik.

Wenn, wie man vermuthen darf, Centrosomen bei der multipeln Kerntheilung eine Rolle spielen, so darf man nach der Anordnung der Theile schliessen, dass sie in der unmittelbaren Nähe der Orte liegen, an denen sich die Kernkörper bilden, und dass sie in gleicher Zahl wie diese vorhanden sind. Dies hat deshalb nichts Widersinniges, weil sich ja die Kernkörper, gleich dem übrigen Chromatingerüst, sehr oberflächlich lagern, so dass Centrosomen von ihnen aus leichter ins umgebende Plasma übertreten vermögen. Bei den ruhenden Riesenzellen des Knochenmarkes hat M. Heidenhain die Centrosomenhaufen stets in dem Plasmafeld gefunden, das von den Kernen hufeisen- oder ringförmig umschlossen wird.

Das Spongionplasma des Keimhofes. Die Kerne des Keimhofes liegen nirgends frei in ungeformtem Dotter, sie sind stets von einem ausgedehnten Fachwerk vom Spongionplasma getragen. Um den Kern herum pflegt ein Verdichtungshof von allerdings sehr wechselnder Breite zu liegen, in den die Hauptstrahlen des Plasmagerüsts einmünden. Das Verhältniss zwischen der Grösse der Kerne und der Breite des Plasmahofes ist kein festes. Im Allgemeinen sind die um grosse Kerne herum liegenden Höfe schmal, oft sieht es selbst aus, als ob sich die Gerüststrahlen unmittelbar der Kernoberfläche anhefteten. Andererseits finden sich häufig um kleinere Kerne und Kerngruppen herum verhältnissmässig breite Verdichtungshöfe. Dies deutet auf einen gewissen Antagonismus in der Ausbildung der Kerne und der sie umgebenden Plasmahöfe. Den Zusammenhang kann man sich auf verschiedene Weise denken: So ist die Möglichkeit ins Auge zu fassen, dass sich das Chromatingerüst eines Kernes zeitweise ausdehnen und dann wieder zusammenziehen kann, wobei das Plasma des Verdichtungshofes in dem einen Fall in den Kernbereich einbezogen, im andern wieder hervorgetrieben wird. Eine andere Möglichkeit ist folgende: Die vom Kern bezw. von den ihm anliegenden Chromosoma ausgehenden Zugkräfte sind unwirksam in der Zeit der Chromatinzerstreuung, sie erreichen dagegen ihr Maximum in den Phasen der Chromatinconcentration. So lange ihre Wirkung auf das umgebende Plasma gering ist, bleibt dieses lose gefügt

und zeigt nur wenig ausgesprochene Strahlung. Wenn sie aber zunehmen, so tritt eine auffällige Strahlung im Plasma auf und eine dichtere Ansammlung desselben um den Kern herum. Das Verhalten der Chromatinhäufchen zu den aus ihnen hervorgehenden Kernen spricht eher für die erstere der beiden angedeuteten Möglichkeiten. Indessen halte ich das vorliegende Beobachtungsmaterial nicht für ausreichend, um diese Fragen zu entscheiden. Soviel darf man wohl als feststehend annehmen, dass die Veränderungen in den Kernen und die im umgebenden Plasma in ganz bestimmten Abhängigkeitsverhältnissen zu einander stehen, und dass zwischen intra- und extranuclearem Plasma keine Grenze zu ziehen ist.

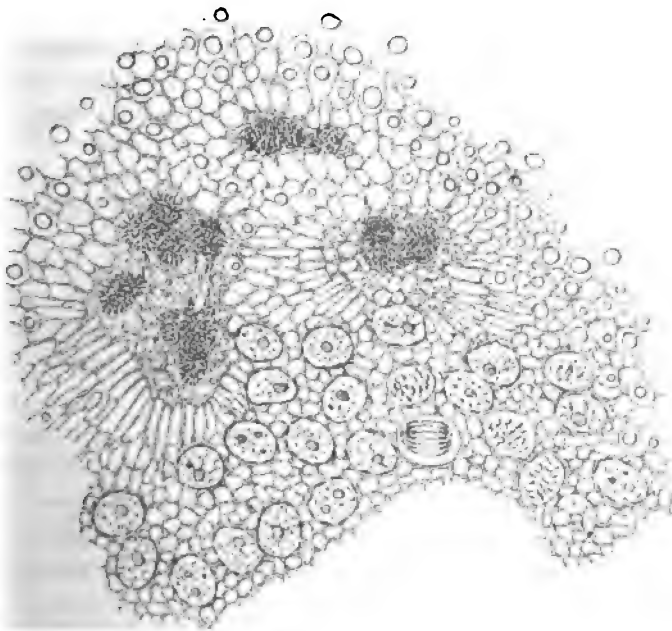


Fig. 32.

Torpedo, Stufe D. Syncytium vom Boden der Keimhöhle. Vergr. 800 fach.

Als Endergebniss der pluripolaren Zertheilung der Riesenkerne ergibt sich, wie die Figg. 27 u. 28 zeigen, die Bildung von zahlreichen Fragmenten von mässigen und annähernd gleichen Dimensionen. Indem sich diese Fragmente zu unabhängigen Kernen reconstruieren und sich im allgemeinen Plasmagerüst vertheilen, entsteht ein eigenthümlich aussehendes, den Boden der Keimhöhle bedeckendes Gewebe, das, soweit ich ersehe, bis jetzt nur



von E. K. Hoffmann studirt, und von diesem Beobachter als *Haemenchymgewebe* bezeichnet worden ist<sup>1</sup>. Ich behalte den Namen für diesmal als einen gegebenen und ohne ihn auf seine Berechtigung zu prüfen bei. Zwischen den ovalen (6—8  $\mu$  messenden) Kernen des *Haemenchyms* breitet sich das Plasma als ein feinmaschiges Gerüst aus, dessen Bälkchen nach allen Richtungen hin unter einander zusammenhängen. Dies Gerüst bildet einen Theil desselben allgemeinen *Plasmagerüsts*, in dem auch die pluripolaren Kerncomplexe und die ungetheilten Riesenkerne enthalten sind. Im Allgemeinen liegt die Schicht der Riesenkerne zwischen Dotter und *Haemenchym*, aber die Grenzen sind sehr unscharf gezogen und greifen völlig unregelmässig in einander. Ueberall hängen die von Riesenkernen ausstrahlenden Plasmabälkchen mit denen des *Haemenchyms* zusammen. Der Keimhof stellt somit immer noch ein ausgedehntes Syncytium dar, dessen oberflächliche Schicht einzeln liegende, durch bipolare Mitose sich vermehrende Kerne enthält, während der tiefere in den Dotter übergreifende Theil pluripolar sich vermehrende Kerne und Riesenkerne einschliesst.

### Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Am frischen Selachierei tritt im Verlaufe der Furchung um die orange gelbe Keimscheibe herum ein blassgelber Hof, der Keimhof oder Periblast auf. Am hinteren Scheibenrande bildet sich zwischen Scheibe und Hof eine hufeisenförmige Spalte, welche in die unter der Scheibe befindliche Keimhöhle hineinführt.

2. Der Leib von Keimzellen besteht aus einem allseitig sich ausbreitenden Gerüst von Spongioplasma und aus dazwischen befindlichem Hyaloplasma. Um den Keim herum ist das Gerüst am dichtesten, es lockert sich peripheriwärts auf, findet sich aber selbst im Bereich des hyalinen Randsaumes, und es bildet nach Aussen eine membranöse Grenzschicht, die *Zona limitans*.

3. Die *Zona limitans* oder „Zellenmembran“ ist ein Theil des allgemeinen Spongioplasmaagerüsts, und sie hängt daher durch zahlreiche Verbindungsbälkchen mit den tiefer liegenden Zonen des letzteren zusammen. Auch ist sie ihrem Wesen nach nicht als todte Membran, sondern als ein aus lebender Substanz bestehendes Gebilde aufzufassen. Als solches kann sie Dotterkörner in sich aufnehmen und an die inneren Schichten abgeben.

<sup>1</sup> E. K. Hoffmann, 1893. Nr. 36. S. 1. Hoffmann vergleicht sein *Haemenchymgewebe* mit adenoidem Gewebe. Der Vergleich ist nicht voll durchführbar, denn es fehlen zwei Hauptbestandtheile des adenoiden Gewebes, das Capillargerüst und die Leukocyten.

4. Der Keimhof und die Keimhöhle sind auf jüngeren Furchungsstufen noch nicht vorhanden. Ursprünglich reicht die Keimscheibe bis an den unorganisirten Dotter heran.

5. Anfangs nehmen alle Keimzellen Dotterkörner auf, später beschränkt sich dies auf die am Rande und an der Unterfläche des Keimes liegenden Zellen. Bei diesen ist es die dem Dotter zugekehrte Seite, die die Dotteraufnahme am längsten besorgt.

6. Die dem Dotter zugekehrten Zellen zeigen an der entsprechenden Seite eine verbreiterte Randzone. In Folge des vorwiegend von einer Seite her erfolgenden Stoffeintrittes vergrössern sich die Zellen an dieser Seite, und sie treten unter einander und mit dem Dotter in innigere Berührung. Andererseits spalten sie sich von den übrigen Keimzellen ab, und es entsteht so die nach aussen offene Keimhöhle.

7. Die Abgrenzung der Randzellen gegen einander verliert sich durch Einschmelzung der dazwischen liegenden *Zonae limitantes*, und ebenso verwischt sich deren Grenze nach dem Dotter hin. Es wird dadurch der Keimhof zu einem zwischen Dotter und Keimhöhle eingeschobenen Syncytium.

8. Der fertig angelegte Keimhof besteht aus kernhaltigen Inseln von körnerarmen Spongioplasma, von denen aus gerüsthörmig verbundene Strahlen in die oberflächlichen Dotterschichten eintreten. Das Gerüst ist der Träger feinerer und grober Dotterkörner. Die Grenzen der ursprünglichen Zellenterritorien, oder richtiger die Reste der hyalinen Randschichten sind Anfangs noch als helle, die Dotterfelder durchsetzende Strassen zu erkennen.

9. Die Kerne des Keimhofes nehmen an Grösse und Zahl rasch zu. In der Folge zeigen sie grosse Kernkörper, die Anfangs nicht vorhanden waren. Das Chromatingerüst pflegt nach den Kernkörpern zu centrirt zu sein, und es liegt dicht unter der Kernoberfläche. Man unterscheidet in ihm stäbchenförmige Theilstücke.

10. In späteren Furchungsstufen und im Beginn der Formungsstadien wird der Dotter des Keimhofes grossentheils gelöst, und es tritt nun das Protoplasmagerüst zwischen den einzelnen Höfen oder Inseln sehr viel schärfer hervor. Die Kerne bilden zu der Zeit grosse Conglomerate, oder sie treten in den complicirten Gestalten von Riesenkernen auf, als gelappte, verzweigte, Hufeisen- und Lochkerne.

11. Die Theilung der Keimhofkerne erfolgt schubweise, man findet manche Praeparate völlig frei von Theilungsbildern, andere sind davon überfüllt.

12. Die Theilung der Keimhofkerne kann während gewisser Entwicklungsperioden durch bipolare Mitose geschehen. Im Uebrigen findet sich als Hauptvermehrungsmodus die pluripolare Theilung.

13. Die Reihenfolge der Theilungsvorgänge ist folgende:

- a) Dichterwerden und feinere Zertheilung, zuletzt beinahe staubförmiger Zerfall der Chromatinbestandtheile des Kernes, mit Zerfall der Kernkörper und der Kernwand.
- b) Nachdem die Zertheilung ihr Maximum erreicht hat, erscheint der Kern als ein intensiv gefärbter Klumpen, in dessen durchscheinender Randzone die Chromatinkörner von dem sie umschliessenden Plasma unterscheidbar sind.
- c) Innerhalb der Kernmasse formt sich das Chromatin wieder zu kleinen Stäbchen, die allmählich schärfere Grenzen und gleichmässige Länge annehmen. Gleichzeitig beginnt die Masse, sich in einzelne Ballen zu sondern.
- d) Die Chromatinballen weichen auseinander und lassen zwischen sich Streifen von Kernplasma, die entweder chromatinfrei, oder mit Chromatinstäbchen besetzt sind. Bei unvollkommener Theilung können auch breite Chromatinbrücken den Zusammenhang zwischen benachbarten Ballen unterhalten.
- e) Die verbindenden Plasmastreifen nehmen den Charakter geordneter achromatischer Fadensysteme an. Soweit die Fäden Chromatinstäbchen tragen, sind ihnen diese longitudinal angelagert. Die Fadensysteme breiten sich zum Theil in gekreuzter Richtung zwischen den verschiedenen Chromatinballen aus. Da wo die Chromatinballen dichtere Massen darstellen ist ihr inneres Gefüge nicht zu entwirren. Die locker gefügten Ballen zeigen eine centrirte Anordnung der Stäbchen und ein durch seine Abflachung sich charakterisirendes Polfeld.
- f) Die Regeneration der Kerne erfolgt dadurch, dass sich die Stäbchen wieder zu Ketten und zu Knäueln aneinander reihen, und dass ein Theil derselben zur Bildung der Wandschicht verwendet wird. In den Sammelpunkten der Stäbchenstrahlen bilden sich die Kernkörperchen.

14. Die Regeneration der Kernwand und der Kernkörper kann vor sich gehen, bevor die einzelnen Chromatingruppen und die sie verbindenden Fadensysteme von einander völlig getrennt sind. Die Folge von dieser zeitlichen Verschiebung der Phasen des Prozesses ist die Bildung von Riesenkernen. Die Riesenkerne sind als in ihrer Theilung verzögerte pluripolare Theilungsformen zu verstehen. Sie enthalten mehr oder minder zahlreiche Kernkörper, deren jeder den Mittelpunkt eines chromatischen

von einfachen Kernen gleichen Calibers auftreten, die sich wieder durch bipolare Mitose vermehren. Wir bekommen also im Keimhof folgende Generationsfolge:

- einfache Kerne,
- kleinere Gruppen von zwei, drei u. s. w. Kernen, ..
- Riesenkerne,
- einfache Kerne.

16. Centrosomen sind bei der pluripolaren Theilung der Keimhofkerne bis jetzt nicht nachzuweisen gewesen. Ihr Vorhandensein ist aber sehr wahrscheinlich, und ihre Lage ist in der Nähe der sich bildenden Kernkörper voranzusetzen.

17. Auf das Vorhandensein richtender Mittelpunkte lässt auch die Strahlung schliessen, welche im extranuclearen Protoplasma des Keimhofes hervortritt.

18. Die Annahme amitotischer Kerntheilungen im Keimhofe von Selachiern ist ein Nothbehelf gewesen. Es liegt kein genügender Grund vor, deren Existenz fernerhin zu behaupten.

### Litteraturverzeichnis.

1. Agassiz-Whitman, 1885. On the development of some pelagic fish eggs. *Proc. of Americ. Acad.* Bd. XX. S. 54.
2. J. Arnold, 1883. Beobachtungen über Keim- und Kernteilungen in den Zellen des Knochenmarkes. *Virchow's Archiv.* Bd. XCIII. S. 1.
3. Derselbe, 1884. Weitere Beobachtungen über die Teilungsvorgänge an den Knochenmarkzellen. *Ebenda.* Bd. XCVII. S. 107.
4. Derselbe, 1884. Ueber Kernteilung und vielkernige Zellen. *Ebenda.* Bd. XCVII. S. 501.
5. Derselbe, 1887. Ueber Teilungsvorgänge an den Wanderzellen u. s. w. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XXX. S. 205.
- 6 F. M. Balfour, 1878. *A monograph on the development of Elasmobranch fishes.* London.
7. Ed. v. Beneden, 1883. *Recherches sur la maturation de l'oeuf la fécondation et la division cellulaire.* Gand und Leipzig. Clemm.
8. Ed. v. Beneden et Ad. Neyt, 1887. *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalocéphale.* Bruxelles Hayez.
9. G. Born, 1894. Die Structur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton haeniatum. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XLIII. S. 1,
10. Th. Boveri, 1888. *Zellenstudien.* Jena. Hft. 2.
11. Derselbe, 1895. Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung der Seeigelleier. *Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft.* 1895. Würzburg. Bd. XXIX.
12. O. Deiters, 1865. *Untersuchungen über Gehirn- und Rückenmark.* Herausgegeben von Max Schultze. Braunschweig.
13. H. Demarbaix, 1889. *Division et dégénérescence des cellules géantes de la moelle des os. La Cellule.* Bd. V. S. 25.
14. Denys, 1886. La cytodierèse des cellules géantes etc, *La cellule.* Bd. II. S. 245.
15. Derselbe, 1889. Quelques remarques à propos du dernier travail d'Arnold sur la fragmentation indirecte. *Ebenda.* Bd. V. S. 157.
16. Eismond, 1896. *Anatomischer Anzeiger.* Bd. X. S. 229ff.

21. H. Fol, 1877. Commencement de l'yénogénie. *Archives des sciences physiques et naturelles*. Genève.
22. Derselbe, 1879. *Recherches sur la fécondation et le commencement de l'yénogénie*. Genf, Georg.
23. Derselbe, 1891. La quadrille des centres. *Archives des sciences physiques et naturelles*. Genève.
24. D. Hansemann, 1890. Ueber asymmetrische Zelltheilung in Epithelkrebsen und deren biologische Bedeutung. *Virchow's Archiv*. Bd. LXIX. S. 299.
25. Derselbe, 1891. Ueber pathologische Mitosen. *Ebenda*. Bd. LXXIII. S. 356.
26. Derselbe, 1892. Ueber die Anaplasie der Geschwulstzellen und die asymmetrische Mitose. *Ebenda*. Bd. LXXIX. S. 436.
27. Derselbe, 1893. *Studien über die Specificität, den Altruismus und die Anaplasie der Zellen*. Berlin. Hirschwald.
28. M. Heidenhain, 1892. Ueber Kernprotoplasma in der *Festschrift des anatomischen Institutes*, für das 50jährige Doctorjubiläum von A. v. Kölliker.
29. Derselbe, 1894. Neue Untersuchungen über die Centrialkörper u. s. w. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. 43.
30. O. Hertwig, 1876. Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. *Gegenbaur's Jahrbuch*. Bd. I. 402ff.
31. Derselbe, 1891. Ueber pathologische Veränderung des Kerntheilungsprocesses in der *Festschrift für Rud. Virchow*. Berlin. S. 197.
32. O. u. R. Hertwig, 1887. Ueber den Befruchtungsvorgang und die Theilung des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena.
33. O. Hertwig, 1893. *Die Zelle und die Gewebe*. Jena.
34. W. His, 1873. *Untersuchungen über das Ei und die Entwicklung bei Knochenfischen*, 4°. Leipzig.
35. Derselbe, 1875. Untersuchungen über die Entwicklung von Knochenfischen besonders über die des Salmen. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*. Leipzig. Bd. I.
36. C. K. Hoffmann, 1893. Untersuchungen über den Ursprung des Blutes und der blutbereitenden Organe. *Verhandlungen der k. Akademie der Wissenschaften*. Amsterdam.
37. Derselbe, Ueber den Ursprung und die Bedeutung der sogenannten freien Kerne im Nahrungsdotter der Knochenfische. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. XLVI. S. 517.
38. Kastschenko, 1888. Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. *Anatomischer Anzeiger*. Bd. III. S. 445.
39. Derselbe, 1888. Zur Frage über die Herkunft der Dotterkerne im Selachierei. *Ebenda*. Bd. III. S. 253.
40. K. Kostanecki u. A. Wiarzejeski, 1806. Ueber das Verhalten der achromatischen Substanz im befruchteten Ei. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XLVII.
41. E. Krompecher, 1894. Die Mehrtheilung und deren Mechanik. Vorläufige Mittheilung in *Ziegler-Kahlden's Centralblatt für allgemeine Pathologie und pathol. Anatomie*. Bd. V.
42. Derselbe, 1895. Ueber die Mitosen mehrkerniger Zellen und die Beziehung zwischen Mitose und Amitose. *Virchow's Archiv*. Bd. CXLII. S. 445.
43. Derselbe, 1895. Die mehrfache indirecte Kerntheilung. *Anatomischer Anzeiger*. Bd. X. Suppl. S. 52. — Unter denselben Titeln wie obige drei Aufsätze erschienen eine mit 9 Tafeln ausgestattete Schrift in Wiesbaden 1895 und zwei Aufsätze im *Ungarischen Archiv für Medicin*. Bd. X und XII.

44. M. v. Kowalewski, Ueber die ersten Entwicklungsprocesse bei Knochenfischen. *Zeitschrift für wiss. Zoologie*. 1886. Bd. XLIII. S. 494.
45. C. Kupffer, 1890. Entwicklung von Petromyzon Planeri. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XXXV. S. 475.
46. Leydig, 1885. *Zelle und Gewebe*. Bonn.
47. J. H. List, 1887. Zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische (Labriden). *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. XLV. S. 595.
48. E. L. Mark, 1881. Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris Cambridge Mass. *Bulletin of the mus. of compar. anat.* Vol. VI. II, 12.
49. A. Martin, 1881. Zur Kenntniss der indirecten Kerntheilung. *Virchow's Archiv*. Bd. LXXXVI. S. 56.
50. F. Reinke, 1894 u. 1895. Zellenstudien. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XLIII und XLIV.
51. J. Rückert, 1885. *Die Keimblattbildung bei Selachiern*. München.
52. Derselbe, 1889. Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei den Selachiern. *Anat. Anzeiger*. Bd. VI. S. 353.
53. Derselbe, 1891. Zur Befruchtung des Selachiereies. *Ebenda*. Bd. VI. S. 308.
54. Derselbe, 1892. Ueber physiologische Polyspermien bei meroblastischen Wirbelthieren. *Ebenda*. Bd. VII. S. 320.
55. Derselbe, 1892. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. *Ebenda*. Bd. VII. S. 107.
56. Derselbe, 1894. Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen. Merkel und Bonnet's *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*.
57. E. A. Schaefer, 1891. *Quain's Elements of Anatomy*. London. 10 ed. Vol. I. part. II.
58. Schottländer, 1888. Ueber Kern und Zelltheilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XXXI. S. 426.
59. H. Virchow, 1894. Ueber das Dottersyncytium und den Keimhautrand der Salmoniden. *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Strassburg*.
60. W. Waldeyer, 1895. Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. *Deutsche medicinische Wochenschrift*. Leipzig. Nr. 43ff.
61. Wenkenbach, 1886. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XXVIII. S. 225.
62. Werner, 1886. Ueber Theilungsvorgänge in den Riesenzellen des Knochenmarkes. *Virchow's Archiv*. Bd. XCVI.
63. H. E. Ziegler, 1887. Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XXX.
64. Derselbe, 1888. Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei Selachiern. *Ebenda*. Bd. XXXII.
65. Derselbe, 1891. Die biologische Bedeutung der amitotischen directen Kerntheilung im Thierreich. *Biologisches Centralblatt*. Bo. XI. Nr. 12—18.
66. Derselbe, 1894. Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen

# Beiträge zur Kenntniss der Zwischenzellen des Hodens.

Von

Prof. Dr. **M. v. Lenhossék**  
in Tübingen.

---

(Aus dem anatomischen Institut zu Tübingen.)

---

(Hierzu Taf. I.)

---

Fr. Reinke<sup>1</sup> hat kürzlich unsere Kenntnisse von den altbekannten interstitiellen Zellen des Hodens durch den interessanten Nachweis bereichert, dass sich in diesen Zellen beim Menschen regelmässig auffallend grosse krystallähnliche Körper eingelagert finden, ähnlich den krystallähnlichen Zelleinschlüssen, die im Pflanzenreiche eine so weit verbreitete Erscheinung bilden und dort seit längerer Zeit unter dem Namen „Proteinkrystalloide“ bekannt sind. Die von Nägeli eingeführte Bezeichnung „Krystalloide“ weist darauf hin, dass diese Gebilde, wie gross auch ihre Aehnlichkeit mit richtigen Krystallen sei, von diesen doch durch gewisse Eigenschaften abweichen, vor Allem durch ihre Quellbarkeit und durch die Unbeständigkeit ihrer Winkel. Ueber ihr Vorkommen im Pflanzenreiche finden sich die erschöpfendsten Angaben im Sammelreferate A. Zimmermann's.<sup>2</sup> Auch im Thierreiche gehören sie nicht zu den Seltenheiten, aber nur bei Wirbellosen; bei Wirbelthieren sind sie bisher nur in verhältnissmässig spärlichen Fällen beobachtet worden; die einschlägigen Angaben



sind in Reinke's Aufsatz S. 39, sowie zum Theil in der gleich zu erwähnenden Arbeit von Lubarsch S. 331 angeführt.

Reinke konnte die Krystalloide in den Hoden von acht kräftigen Männern nachweisen, während sie in denen eines 15 jährigen Jungen und eines 65 jährigen Manns fehlten; sie bilden also einen constanten Befund, aber es scheint, dass ihre Gegenwart an die Leistungsfähigkeit des Organes geknüpft ist.

Trotz der kurzen Zeit, die seit Reinke's Arbeit verflossen, liegt bereits eine bestätigende Mittheilung vor. Lubarsch<sup>1</sup> hat an einem grossen Material von gesunden und kranken Hoden die Reinke'schen Krystalloide geprüft und sie bei geschlechtsreifen Individuen ebenfalls als regelmässige Erscheinung auffinden können; desgleichen konnte er ihre Abwesenheit vor der Pubertätsperiode und bei sehr alten Männern bestätigen. Freilich ergab sich, dass in Bezug auf die Menge der Krystalloide erhebliche individuelle Verschiedenheiten obwalten.

Die Lubarsch'sche Arbeit brachte in einer Beziehung eine wichtige Ergänzung der Reinke'schen Untersuchungen. Reinke's Beobachtungen hatten sich alle auf conservirtes Material bezogen, daher der Verdacht, dass hier postmortale, möglicher Weise durch die Einwirkung der Reagenzien hervorgerufene Bildungen vorliegen, nicht ausgeschlossen werden konnte. Lubarsch gelang es nun, an den noch lebenswarmen Hoden zweier Hingerichteten ohne jeden Zusatz, durch einfache Zerpupfung die Krystalloide aufzufinden und dadurch alle Zweifel an deren intravitaler Entstehung zu beseitigen.

Die Erfahrungen, über die ich hier berichten möchte, und die im Ganzen eine Bestätigung der Reinke'schen Angaben bilden, sind an einem sehr beschränkten Material: an den Hoden eines einzigen gesunden, jugendlichen Hingerichteten angestellt. Ich theile sie hier mit, weil ich der Ansicht bin, dass bei einem so neuen Befund jede Bestätigung willkommen sein muss, schon deshalb, weil dadurch die allgemeine Aufmerksamkeit auf jenen Befund gelenkt wird. — Zur Fixirung der bald nach dem Tode den Hoden entnommenen Stücke wurde Sublimat verwendet, eine Wahl, die sich was die Zellauskleidung der Samencanälchen betrifft, nicht gerade als glücklich erwies. Etwas besser als diese vertragen die interstitiellen Zellen die Sublimateinwirkung, wenn auch bei ihnen das weiche Protoplasma stellenweise das Bild des artificiellen Zerfalls zeigt.

Lubarsch, mit der M. Heidenhain'schen Eisenhaematoxylinmethode. Die Krystalloide färben sich hierbei tiefschwarz bis dunkelgrau und vertragen eine ziemlich ausgedehnte Differenzirung, ohne ihre Färbung ganz einzubüßen. Lässt man noch eine leichte Nachfärbung in Eosin oder Erythrosin folgen, so erhält man sehr zierliche Bilder. Die Weigert'sche Fibrinfärbung, die Reinke ebenfalls empfiehlt, habe ich nicht versucht, dagegen habe ich sehr anschauliche Bilder erzielt mit Säurefuchsin, das zur Darstellung der Krystalloide bereits von Zimmermann empfohlen wurde. Man lässt die auf dem Objectträger festgeklebten dünnen Paraffinschnitte über Nacht in einer starken alkoholischen Fuchsinlösung und differenzirt dann in absolutem Alkohol. Hat man die Differenzirung im richtigen Moment unterbrochen, so erscheint das Hodengewebe in leichtem Rosaton, während die Krystalloide leuchtend roth hervortreten. Noch ein zweites Element behält hierbei die intensive rothe Färbung bei: die rothen Blutkörperchen, ein Umstand, auf den ich besonders hinweisen möchte, da dieses färberisch gleichartige Verhalten möglicher Weise bei der Bestimmung der Natur der die Krystalloide bildenden Eiweissstoffe von Belang sein könnte. Auch bei der Eisenhaematoxylinfärbung besteht eine derartige Uebereinstimmung, auch hier nehmen die rothen Blutkörperchen gleich den Krystalloiden mit Vorliebe eine dunkle Färbung an.

Ich muss mich vor Allem darin Lubarsch anschliessen, dass die Menge der Krystalloide individuellen Schwankungen unterliegt. So zahlreich, wie sie Reinke in seiner Fig. 1 zeichnet, sehe ich sie an keiner Stelle meiner Präparate; ich muss hervorheben, dass an meinen Schnitten durchaus nicht jede Zwischenzelle der Sitz von Krystalloiden ist. An functionellen Differenzen kann dieser Unterschied nicht liegen, denn auch bei meinem Hingerichteten zeigen die Samencanälchen überall alle Erscheinungen einer regen Spermatozoenbildung. — Auch sehe ich die Krystalloide stets innerhalb der Zellen, nie freiliegend im Bindegewebe oder in der geronnenen Lymphe, wie sie Reinke stellenweise in seinen Präparaten fand. Manchmal erscheint freilich das Protoplasma, das sie umgiebt, halb und halb zerfallen, wodurch der Anschein einer freien Lage hervorgerufen werden könnte; indess sehe ich keinen Grund, diese Bilder anders, als Ergebnisse einer durch das Sublimat oder das Mikrotomiren verursachten Schädigung aufzufassen. Hier sei die mit dieser Frage in innerem Zusammenhang stehende Bemerkung eingeschaltet, dass ich, abweichend von Reinke, niemals Mitosen an den interstitiellen Zellen gesehen habe.

In Bezug auf die Formverhältnisse der Krystalloide kann ich nur das wiederholen, was Reinke hierüber angiebt. Zumeist sind (s. Figg. 1 bis 6, Taf. I) es stabförmige Gebilde, von parallelen, geraden Flächen begrenzt, an den Enden gewöhnlich leicht abgerundet, kleiner oder grösser, plumper oder

schlanker. Es giebt ganz kleine Formen, mit denen die Zelle fast ganz vollgepfropft sein kann; auch bei diesen aber ist, zum Unterschied von Pigmentkörnern oder anderen paraplasmatischen Einschlüssen, die Stäbchenform ausgeprägt. Häufiger sind die mittelgrossen und ganz grossen Krystalloide, von denen sich immer nur 1 bis 2 oder nur wenige in je einer Zelle finden, gewöhnlich parallel neben einander liegend, seltener kreuzweise über einander gelagert; oft begegnet man unter ihnen „Doppelformen“, wo die Trennung nur undeutlich durch eine schwache Linie oder einen kleinen Einschnitt an den Enden angedeutet ist. Die Krystalloide können zu ansehnlicher Länge heranwachsen; solche Exemplare finden natürlich nur in entsprechend länglichen Zellen Platz, wenn sie nicht, wie das in seltenen Fällen vorkommt (s. weiter unten), aus der einen Zelle in die andere hineinragen. Der Zellkern liegt in den Zellen mit langen Krystalloiden nicht an einer der Spitzen des Krystalloids, sondern, wie dies auch natürlich ist, seiner Breitseite und zwar sehr häufig gerade deren Mitte entsprechend. Gekrümmte, kolben- oder spindelförmige Formen, wie sie Reinke als gewöhnlich beschreibt, sind an meinen Praeparaten nicht allzu häufig; die Querbrüche, denen man an den Krystalloiden nicht selten begegnet, sind wohl stets künstlichen Ursprunges.

Lubarsch giebt an,<sup>1</sup> dass in den Zellen neben den Krystalloiden nicht so ganz selten typische Russel'sche Körperchen vorkommen. Die dieser Angabe zu Grunde liegende Erscheinung ist mir wohl bekannt. Man trifft häufig in den Zellen neben den Krystalloiden, oder wenn solche fehlen, auch allein, eine scheibenförmige hyaline Stelle an, die manchmal so gross ist, dass sie den grössten Theil der Zelle ausmacht. Im Gegensatz zu Lubarsch, der diese hyalinen Körper in seiner Fig. 3 als schwarze Kugeln abbildet, finde ich, dass sie bei der Eisenhaematoxylinfärbung — vorausgesetzt, dass man die Entfärbung nicht zu früh unterbricht — stets farblos erscheinen; bei der Nachfärbung mit Erythrosin treten sie dann metachromatisch in leicht röthlicher Färbung hervor. Die tinctorielle Verschiedenheit dieser homogenen Kugeln gegenüber den Krystalloiden schliesst natürlich nicht aus, dass, wie auch Lubarsch annimmt, zwischen beiden Gebilden genetische Beziehungen bestehen. Vielleicht handelt es sich hier um eine Vorstufe der Krystalloidbildung; für eine solche Annahme könnte man in der botanischen Litteratur einige Anhaltspunkte finden. So ent-

Stock<sup>1</sup> bei *Veronica Chamoedrys* in Form von kleinen kugeligen Körpern auf, die nach und nach grösser werden, um zuletzt zu einer relativ grossen Kugel zu verschmelzen — freilich sind bei *Veronica* die Krystalloide selbst kugelförmlich. — Ob es sich in den geschilderten homogenen Kugeln um dieselben Fuchsinkörperchen handelt, die im Stroma von Geschwülsten, in Schleimhautwucherungen, aber auch in vielen normalen Geweben (Submucosa des Kehlkopfes, des Darmes, der Lymphdrüsen u. s. w.) so zahlreich vorkommen, möchte ich, trotz der Versicherung Lubarsch's dahingestellt lassen; gegen eine solche Deutung spricht, dass es mir nie gelungen ist, mit einigen basischen Anilinfarbstoffen, wie Thionin und Toluidinblau, die fraglichen Kugeln zu färben, während sich doch die Russel'schen Körperchen durch ihren stark basophilen Charakter auszeichnen und speciell mit Thionin eine schöne hellblaue Färbung geben. Auch ist zu berücksichtigen, dass die Fuchsinkörperchen nach der fast allgemein herrschenden Ansicht hauptsächlich unter pathologischen Umständen oder wenigstens unter solchen Bedingungen auftreten, die „an das Gebiet regressiver Erscheinungen dicht angrenzen“, während bei unseren Zellen für die Annahme regressiver Vorgänge keine Anhaltspunkte vorliegen.

Was die physiologische Bedeutung der Krystalloide betrifft, so verdient vor Allem der Umstand Beachtung, dass sie nur in dem geschlechtsreifen functionirenden Hoden vorhanden sind, dass sie verschwinden, sobald das Organ seine Thätigkeit einstellt; schon hieran muss sich die Schlussfolgerung knüpfen, dass sie keineswegs einen degenerativen Zustand der Zwischenzellen anzeigen, sondern im Gegentheil mit deren Lebensthätigkeit in Beziehung stehen. Weitere Anhaltspunkte liefern die Beobachtungen der Botaniker, die ja in Betreff der Eiweisskrystalloide über weitgehende Erfahrungen verfügen. Es liegt mir eine neuere Arbeit aus botanischem Gebiet vor, die sich speciell mit der Frage nach der physiologischen Rolle der Eiweisskrystalloide beschäftigt und sie auf experimentellem Wege zu lösen sucht; es ist das die hier in Tübingen entstandene, schon oben citirte Arbeit Stock's. Ich entnehme ihr folgende Angaben:

Leitgeb<sup>2</sup> wies zuerst an *Pinguicola* und *Galtonia* nach, dass die Krystalloide wieder in den Stoffwechsel einbezogen werden, also als aufgespeicherte Nahrungstoffe aufzufassen sind.

Zu dem gleichen Ergebniss kam Zimmermann (a. a. O. S. 75), der bei *Polypodium ireoides* fand, dass in den älteren Blättern, die bereits reife

<sup>1</sup> G. Stock. *Ein Beitrag zur Kenntniss der Pflanzkrystalle*. Inaug.-Dissert.

Sporangien gebildet hatten, stets auffallend weniger Krystalloide anzutreffen waren, als in den jüngeren, gleichfalls ausgewachsenen Blättern.

Auch aus Heinricher's<sup>1</sup> Beobachtungen scheint das gleiche Resultat hervorgegangen zu sein. Nur F. Schaar<sup>2</sup> kam zu einer gegensätzlichen Meinung, indem er bei der Untersuchung der als Reservestoffbehälter dienenden Knospendecken von *Fraxinus excelsior* fand, dass bei der Entfaltung der Knospen alle Reservestoffe aufgelöst und fortgeführt werden, während die Krystalloide nicht zur Auflösung gelangen. Dieser Angabe widerspricht aber Stock,<sup>3</sup> der sich bei der Untersuchung der Knospendecken einer grösseren Anzahl von Oleaceen überzeugen konnte, dass die Krystalloide, die hier in den Deckschuppen allgemein angetroffen werden und zwar als Einschlüsse der Zellkerne, stets schon vor dem Abfallen der Deckschuppen fast völlig verschwunden sind.

Stock's ausgedehnte Untersuchungen stützen ebenfalls die Ansicht, dass die Krystalloide weder Degenerationsproducte, noch aber Secrete der Zellen sind, sondern angehäuften Nährstoffe, die jedenfalls noch im Stoffwechsel Verwendung finden. Von besonderem Interesse ist Stock's Angabe, dass bei Pflanzen, die in Nährstofflösungen gezogen wurden, eine enge Beziehung zwischen den Proteinkrystalloiden und der Zusammensetzung der Nährlösung nachgewiesen werden konnte. Vermehrung des Stickstoffgehaltes bewirkte eine vermehrte Bildung, Verminderung desselben eine Abnahme der Krystalloide. Umgekehrt verhielt es sich bei der Veränderung des Calciumgehaltes: wurde der Calciumgehalt herabgedrückt, so erfolgte eine starke Anhäufung von Krystalloiden, ja bei den in ganz calciumfreien Lösungen gezogenen Pflanzen traten die Krystalloide auch an solchen Stellen auf, wo sie in der normalen Pflanze niemals beobachtet werden.

Halten wir uns also an die angeführten Erfahrungen, so dürfen wir auch in den Reinke'schen Krystalloiden nicht den Ausdruck degenerativer Vorgänge, sondern im Gegentheil aufgespeichertes Nährmaterial erblicken. Auf die Frage, wozu diese Aufspeicherung dient, wird sich weiter unten die Antwort finden.

Eine interessante Frage ist, ob auch bei Thieren in den entsprechenden Zellen ähnliche Bildungen vorkommen. Meine eigenen Erfahrungen be-

schränken sich in dieser Beziehung bisher auf die Hoden der Ratte, des Meerschweinchens, des Igels und der Katze; sie haben durchweg ein negatives Resultat ergeben. Auch Lubarsch hat die Krystalloide bei dem Meerschweinchen, dem Kaninchen und dem Hunde vermisst. Dagegen findet sich im Nachtrag der Lubarsch'schen Arbeit die Bemerkung, dass Reinke nach einer mündlichen Mittheilung im Hoden eines Katers kugelförmige und kleine stäbchenartige Gebilde auffand, die sich wenigstens tinctoriell wie die Krystalloide verhielten. Meine eigenen Wahrnehmungen ergaben in dieser Hinsicht Folgendes: Beim erwachsenen Kater findet man stets in den Zwischenzellen an Eisenhaematoxylinpräparaten bei mässiger Extraction des Farbstoffes schwarze Streifen und Brocken, die sich in ihrer Anordnung an die Balken des hier in Form eines groben Netzwerkes angeordneten Protoplasmas halten. Ein grosser Theil dieser Einschlüsse giebt aber bei der weiteren Differenzirung nach und nach den Farbstoff ab; zuletzt bleiben im Zellkörper fast immer noch einige kleine tröpfchenartige, manchmal auch unregelmässig gestaltete Körperchen übrig, die ihre intensiv schwarze Färbung auch einer stärkeren Differenzirung gegenüber behaupten. Sie liegen, verschieden an Zahl, aber nie sehr zahlreich, unregelmässig im Zellkörper vertheilt, einige stets in der unmittelbaren Nachbarschaft des Kernes. Dass es sich hier aber um die gleiche oder eine ähnliche Substanz handelt, wie sie uns in den Krystalloiden des Menschenhodens entgegen tritt, ist mir mehr als zweifelhaft geworden, als ich sah, dass diese Gebilde die Fuchsinreaction nicht zeigen. Ich glaube eher, dass hier paraplastische Producte vorliegen, die mit der Pigmentbildung oder Verfettung jener Zellen etwas zu thun haben und möchte daran festhalten, dass die Reinke'schen Krystalloide bisher nur beim Menschen beobachtet sind.

Meine Praeparate zeigen auch die vor Kurzem von Lubarsch beschriebenen Krystalloide sehr schön. Diese liegen nicht im Zwischengewebe, sondern in den Zellen der Samencanälchen, und zwar immer in den ruhenden Zellen der äusseren Schichten, in den Spermatogonien. Ich kann in Bezug auf diese Bildungen zu der Beschreibung Lubarsch's nichts Wesentliches hinzufügen. Sie sind bedeutend zarter als die Reinke'schen Krystalloide, schlanke Stäbchen oder richtiger Nadeln, in der Mitte leicht spindelförmig verdickt, an den beiden Enden spitz zulaufend. Ist die Verdickung in der Mitte etwas stärker ausgeprägt, so kommt eine Form zu Stande, die etwas an die Form von *Pleurosigma angulatum* erinnert. Gewöhnlich findet sich nur je ein einziges Krystalloid in einer Zelle; die Stellung der Krystalloide kann eine beliebige sein, doch scheint die auf die Canalwand senkrechte Lage etwas häufiger vorzukommen. Sie färben sich in Eisenhaematoxylin

bedeutend schwächer als die Reinke'schen Gebilde, gewöhnlich nur grau mit schwarzem Rand; der electiven Fuchsinfärbung sind sie überhaupt nicht zugänglich. Sanft gebogene, S-förmige Formen sind nicht selten.

Die Lubarsch'schen Krystalloide sind an meinen Praeparaten in grosser Menge vorhanden, stellenweise ist die ganze Canalwand damit übersäet, wenn man auch nirgends sagen kann, dass jede Spermatogonie ihr Krystalloid besitzt. Auffallend ist die Aehnlichkeit dieser Gebilde mit gewissen bei den Pflanzen vorkommenden Krystalloiden. So bildet z. B. Stock in den Fig. 6, 7 und 8 seiner Arbeit ganz ähnliche Krystalloide von *Sisyrinchium Bermudianum* und *Rivina humilis* ab.

Grössere, ausgesprochen krystallinische Formen, wie sie Lubarsch in seiner Fig. 1 zur Anschauung bringt und als Charcot'sche Krystalle deutet, habe ich an meinen Praeparaten vergebens gesucht. Ich muss gestehen, dass ich aus den Lubarsch'schen Abbildungen nicht die Ueberzeugung gewinnen konnte, dass die von ihm als Charcot'sche Krystalle bezeichneten Gebilde von den kleineren Krystalloiden etwas so wesentlich Verschiedenes sind; der Abbildung nach könnte man sie auch als zu ansehnlicherer Grösse herangewachsene Exemplare der letzteren Gattung auffassen. Auf der anderen Seite aber muss ich bemerken, dass mir von demselben Individuum Praeparate aus dem Nebenhoden, dem Samenleiter, dessen Ampulle, den Samenbläschen und der Prostata, alle mit Sublimat fixirt und mit Eisenhaematoxylin gefärbt, vorliegen, und dass ich in keinem dieser Organe auch nur die Spur einer Krystall- oder Krystalloidbildung habe wahrnehmen können, so dass ich mich auf Grund meiner Praeparate durchaus der Lubarsch'schen Angabe anschliessen müsste, dass Spermakrystalle nur in den Hodenepithelien und sonst nirgends im Genitaltractus gebildet werden. Besonderes Augenmerk habe ich in dieser Beziehung auf die Prostata gerichtet, in die Fürbringer<sup>1</sup> bekanntlich die Entstehung der Spermakrystalle verlegt, habe aber alle histologischen Anhaltspunkte für eine Krystallbildung hier vermisst, die Drüsenepithelien erscheinen hier von allen Einschlüssen frei und dass auch die innere Lichtung der Alveolen nicht die Bildungstätte von Krystallen sein dürfte, ergibt sich nicht nur aus dem Mangel von Krystallen im Lumen, sondern vor Allem daraus, dass an den meisten Stellen die Alveolen von grossen, rundlichen, geschichteten Concretionen ausgefüllt sind; es ist wohl höchst unwahrscheinlich, dass die

<sup>1</sup> A. Fürbringer, Ueber die Herkunft und klinische Bedeutung der sogenannten Spermakrystalle. *Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften* 1891

Bildung von derartigen Concretionen und Krystallen neben einander einhergehen sollte.

Bei den Pflanzenzellen ist der Sitz der Krystalloide sehr häufig nicht das Zellprotoplasma, sondern der Zellkern. Sie wurden hier zuerst von Radlkofer<sup>1</sup> bei *Lathraea Squamaria* und zwar in den Oberflächenzellen der Samenknospen aufgefunden. Aus dem Thierreiche liegen noch wenige derartige Beobachtungen vor. In Kölliker's Gewebelehre<sup>2</sup> sind als solche Fundstätten die Kerne in den Speicheldrüsen von *Nepa cinerea*<sup>3</sup> und das Keimbläschen von Fischen<sup>4</sup> angeführt. Ich kann diesen spärlichen Angaben, deren Zahl sich durch genaue Durchsicht der zoologischen Litteratur gewiss noch vermehren liesse, einen unlängst von mir beobachteten weiteren Fall beifügen. Bei der Untersuchung der Nervenzellen eines sympathischen Grenzstrangganglions vom Igel fiel mir auf, dass sich in den Kernen von vielen Zellen je ein stäbchenförmiger Körper findet, der mit Eisenhaematoxylin schwarz gefärbt erscheint. (Figg. 15 bis 17, Taf. I). Dass es sich etwa um Faltungen oder Kernmembran handelt, wie sie ja gar nicht so selten vorkommen, war auf den ersten Blick ausgeschlossen: hier liegen richtige, sehr zarte, längliche, gleich breite Stäbchen vor, an den Spitzen wie abgeschnitten endigend, häufig auch sanft gekrümmt. Nie habe ich zwei davon in einem Kern wahrnehmen können. Das Krystalloidstäbchen kommt durchaus nicht jedem Kern zu, immerhin weist jeder Schnitt eine ganze Anzahl von Zellen auf, die diesen Kerneinschluss zeigen.

Es ist gewiss in hohem Maasse auffallend, dass solche Zellkernkrystalloide gerade nur bei dieser einen Nervenzellengattung, und gerade nur beim Igel vorkommen; wenigstens habe ich bei meinen ich darf wohl sagen ausgedehnten Untersuchungen über die Structur der Nervenzellen niemals etwas Aehnliches gesehen, und auch von anderer Seite liegen soviel ich weiss keine analogen Beobachtungen vor. Zwar fand unlängst Roncoroni<sup>5</sup> im Kern der centralen Nervenzellen, besonders in dem der Rückenmarkszellen und der Pyramidenzellen mittlerer Grösse als auffallenden Befund eine scharfe Linie, die geradlinig, manchmal auch gewunden oder zwei- oder dreifach getheilt von einen Kernpol zum anderen geht, doch liegt

<sup>1</sup> J. Radlkofer, *Ueber Krystalle proteinartiger Körper*. Leipzig 1859.

<sup>2</sup> A. Kölliker, *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*. Leipzig 1889. Bd. I. 6. Aufl. S. 24.

<sup>3</sup> Carnoy, *Biologie cellulaire*. Fig. 111.

<sup>4</sup> Kölliker, *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*. Leipzig 1889. Bd. I. S. 24.



hier, wie ich mit Lugaro<sup>1</sup> aus der ganzen Beschreibung ersehe, auf keinen Fall ein krystallähnlicher Körper, sondern entweder eine Faltenbildung der Kernmembran, oder eine periphere Chromatinansammlung vor.

Ich komme nun zu einigen Beobachtungen an den Zwischenzellen, von denen ich nicht verkenne, dass sie etwas Unfertiges an sich haben, die ich aber schon deshalb für der Mittheilung werth halte, weil sie den Anlass zu weiteren Nachforschungen von anderer Seite geben könnten. Bei der Untersuchung der interstitiellen Zellen des menschlichen Hodens trat mir an den Eisenhaematoxylinpräparaten ein Strukturverhältniss entgegen, das ich bisher nirgends verzeichnet finde. Dieses Strukturverhältniss besteht in einer besonderen Anordnung des Protoplasmas.

Der stets rundliche, chromatinreiche, mit einem schönen Kernkörperchen versehene Kern liegt nie im Mittelpunkt der Zelle, sondern immer mehr in eine Ecke gerückt. Im mittleren Theil des Zellkörpers hebt sich nun ein stärker gekörntes, dunkleres Protoplasmagebiet hervor, gewöhnlich von annähernd kugelliger Gestalt, nur an der Seite des Kernes, durch die Anlagerung an diesen etwas abgeplattet. Dieses grobgranulirte Endoplasma ist von einem blassen, sehr feingranulirten Ektoplasma umgeben, wobei die Grenze zwischen beiden bald etwas schärfer ausgesprochen, bald mehr verwaschen erscheint. Wie scharf der mittlere Protoplasmakörper hervortreten kann, habe ich durch die Figg. 6 bis 14, Taf. I zu vergegenwärtigen gesucht. Wie sich das dunkle Feld in den gar nicht so seltenen zweikernigen Zellen verhält, zeigt Fig. 8.

Der Eindruck, den dieses Strukturverhältniss von vornherein auf mich machte, war der, dass hier eine Anordnung vorliegt, die irgendwie in das Capitel „Centrosom und Sphaere“ einzuordnen ist, und ich glaube, dass der Leser diese Impression natürlich finden wird, nicht nur weil diese Dinge ja heute geradezu in der Luft liegen und sich dem Histologen leicht suggestiv aufdrängen, sondern weil in der That, wie man aus den Abbildungen ersehen wird, ein Bild vorliegt, das den Protoplasmaanordnungen in manchen Zellen, in denen neuerdings Centrosom und Sphaere nachgewiesen ist, täuschend ähnlich sieht. Ich verweise — um nur zwei Beispiele herauszugreifen — auf die Bilder, die Meves<sup>2</sup> von den Knorpel-

<sup>1</sup> E. Lugaro, Su di un presunto nuovo reperto nel nucleo delle cellule nervose.

zellen der Achillessehne des Frosches giebt, sowie auf die, die ich selber<sup>1</sup> unlängst von den Spinalganglienzellen des Frosches gegeben habe. In beiden Fällen sehen wir jene Zellencentren noch umgeben von einem besonderen verdichteten, körnigen Protoplasmagebiet, einer „Plasmosphaere“, wie ich die Protoplasmaverdichtung zu benennen vorschlug und so kommt ein ganz ähnliches Bild zu Stande, wie dasjenige, das uns bei den Zwischenzellen entgegentritt.

Alle meine Anstrengungen waren nun selbstverständlich darauf gerichtet, das Centrosom in der Mitte des gekörnten Gebietes in tadellos, vollkommen zuverlässiger Weise isolirt darzustellen. Leider haben meine Bemühungen bisher nicht zu dem gewünschten Resultat geführt; ich habe zwar sehr häufig in der Mitte des Endoplasmas eine hellere Stelle finden können, die einer Sphaere nicht unähnlich sah, auch traten öfters schwarz gefärbte Körner, eines oder mehrere innerhalb dieser hellen Stelle in die Erscheinung, allein all diesen Bildern fehlte das, was man von einer ganz sichern Centrosomendarstellung mit Recht verlangen kann: die Constanz und die isolirte, reine Färbung des als Centrosom verdächtigen Gebildes; stets hatten ringsum im Endoplasma auch noch andere ganz ähnliche Körnergebilde den Farbstoff festgehalten, daher der Einwand nicht auszuschliessen war, dass das „Centrosom“ nichts anderes, als eines von diesen körnigen Zellproducten sei. Wurde dagegen die Differenzirung bis zur völligen Entfärbung des Zellplasmas getrieben, dann war auch von dem centrosomartigen Körnchen nichts mehr zu sehen. So haben mich eben meine Erfahrungen bis zur Vermuthung, nicht aber bis zur sicheren That-sache geführt.

Mit grosser Spannung sah ich den Färbungsversuchen am Hoden des Katers entgegen; denn ich musste mir sagen, dass, wenn es hier gelingen sollte, ein Centrosom nachzuweisen, die Gegenwart eines solchen angesichts der geschilderten Beobachtungen auch beim Menschen mit Bestimmtheit angenommen werden darf.

Meine Hoffnungen haben sich nun hier in der That bis zu einem gewissen Grade erfüllt; ich konnte mich hier von der Existenz eines Centrosoms überzeugen, wenn ich auch hervorheben muss, dass die Bilder, die ich erhalten habe, keineswegs das Ideal einer Centrosomendarstellung sind, was, wie wir gleich sehen werden, nicht an einem technischen Misslingen des Färbeverfahrens liegt, sondern an besonderen, in der Beschaffenheit der

Anordnung; ein Verhalten, das ich am besten durch den Hinweis auf die Aehnlichkeit mit Pflanzenzellen oder mit den Zellen der Talgdrüsen kennzeichnen kann. Es erscheint in Form eines sehr lockeren Netzwerkes angeordnet, dessen derbe, strangförmige Balken von einer den Kern umgebenden Protoplasmaschicht annähernd radiär gegen die zellhautartig verdichtete Randschicht hinstrahlen; die weiten Lücken des Wabenwerkes sind von einer an Sublimatpraeparaten ungefärbten, structurlosen Substanz ausgefüllt, die sich durch ihre dunkelbraune Färbung an Praeparaten aus Flemming'scher Lösung als Fett zu erkennen giebt.

Nun liegt der Kern auch hier nie streng central, sondern immer etwas vom Mittelpunkte weggerückt, wenn auch nie so excentrisch, wie bei den Zwischenzellen des Menschen. Der Mittelpunkt wird vielmehr auch hier von einer rundlichen oder länglichen Protoplasmaansammlung, einem besonderen Protoplasmaegebilde von verschiedener Grösse in Anspruch genommen, das dem Kern dicht angelagert ist und natürlich nur an Längsschnitten der Zellen in seiner richtigen Form zu Gesicht gelangt.

In der Mitte dieses Gebietes sieht man nun an den Eisenhaematoxylinbildern sehr häufig kleine, punktförmige, rundliche, schwarze Körnchen, ein einziges, oder weitaus häufiger zwei unweit von einander, wobei das gegenseitige Lageverhältniss der Doppelkörnchen ein verschiedenes sein kann, bald liegt die sie verbindende Linie parallel der Kernwand, bald senkrecht darauf, bald schief. Dass es sich hier um das Centrosom handelt, ähnlich derjenigen Form, die uns bei Leukocyten entgegentritt und die durch die Arbeiten Flemming's und M. Heidenhain's eine so ausführliche Beleuchtung erfahren hat, kann nicht fraglich sein. Eine Sphaere kommt nur in seltenen Fällen zur Anschauung und zwar in Form einer kreisförmigen Schattirung um das Doppelkörnchen herum. Nicht selten zeigt der Kern an der diesen Gebilden zugekehrten Seite einen kleinen charakteristischen Einschnitt oder eine Abflachung, ganz wie sie die Leukocytenkerne zeigen. Eine verbindende hellere Substanz zwischen den beiden Körnchen, die das Centrosoma bilden, vermochte ich nicht wahrzunehmen.

Ich habe einige recht beweisende Bilder in den Figg. 19 bis 27 Taf. I wiedergegeben; ich glaube, dass sie den Leser nicht in Zweifel darüber lassen werden, dass hier wirklich ein Centrosom vorliegt. Solche tadellose Bilder stellen aber eine verschwindende Minorität dar. Das, was die einwandsfreie constante Darstellung des Centrosoms besonders erschwert, sind auch hier die paraplasmatischen Einlagerungen der Zellen; sie färben sich ebenfalls schwarz und sehen auch vielfach wie kleine Centrosomen aus. Vergeblich sucht man durch Vorfärbungen ihre Tinction zu verhindern, oder durch längere Ausdehnung der Differenzirung ihnen beizukommen, nichts verfängt, denn sie sind ausserordentlich widerstandsfähig und geben ihren

Farbstoff erst zur gleichen Zeit mit dem Kernkörperchen völlig ab, zu einer Zeit also, wo das Centrosom bereits unsichtbar geworden ist. Vielleicht wird es durch eine Modification des Eisenhaematoxylinverfahrens gelingen, jene Granulationen unschädlich zu machen, und das Centrosom in allen Zellen ohne diese unerwünschte Beigabe zur Darstellung zu bringen.

Wenn also die interstitiellen Zellen des Katerhodens für Centrosomenforschungen auch kein besonders günstiges Object darstellen, so ist die Sicherheit des Befundes doch gewährleistet durch die vielen Zellen, die man bei der Durchprüfung von Schnittserien wahrnimmt, in denen jene schwarzen Körnergebilde ganz fehlen, oder durch einen günstigen Zufall doch der Entfärbung anheimgefallen sind, während das Centrosom in seiner typischen Lage fast immer als Doppelkörnchen, in der Mitte des Endoplasmas, unweit vom Kern gelegen, zur Ansicht kommt.

Bei vielen gewöhnlichen Färbungen, wie z. B. bei der Alauncarmin- und der Haematoxylinfärbung, hat es vielfach den Anschein, als wären zwischen den interstitiellen Zellen, da wo sie zu Gruppen vereinigt sind, gar keine Grenzen, als bildeten sie geradezu ein Syncytium, eine vielkernige Protoplasma-masse. An den Eisenhaematoxylinbildern treten nun diese Grenzen deutlich in die Erscheinung, und man kann sich unschwer überzeugen, dass die Zellen überall, wo sie zu mehreren beisammen liegen, scharf gegen einander abgesetzt sind. Um so überraschender ist die Beobachtung, dass gerade diejenigen Zwischenzellen, die isolirt im Bindegewebe liegen, nicht selten durch breite Verbindungsbrücken mit einander in Zusammenhang stehen, wobei eine Zelle mit zwei oder drei benachbarten Zellen verbunden sein kann. Die Untersuchung der Verbindungsstellen mit den stärksten Vergrößerungen lässt keinen Zweifel darüber, dass in der That ein continuirlicher Uebergang des Protoplasmas der einen Zelle in das der anderen besteht. Diese Zusammenhänge, von denen ich in Fig. 7 ein Beispiel gebe, sind, so viel ich weiss, bisher noch nirgends oder wenigstens nirgends richtig beschrieben. Zwar giebt Jacobson<sup>1</sup> an, dass die interstitiellen Zellen zuweilen Ausläufer haben, die sich mit einander verbinden können, setzt aber merkwürdiger Weise hinzu, dass diese Fortsätze nicht den Zellen selbst, sondern den „Scheiden“ angehören, die die Zellgruppen umgeben, eine Angabe, die sicher unzutreffend ist, schon deshalb, weil es solche besondere Scheiden überhaupt nicht giebt. Dass die Zellen Fortsätze

<sup>1</sup> A. Jacobson, Zur pathologischen Histologie der traumatischen Hodenentzündung. Virchow's *Archiv*. 1879. Bd. LXXV. S. 349. — Vgl. S. 369.

besitzen können, giebt bereits v. Mihálikovics<sup>1</sup> von den Zwischenzellen der Ratte und des Kaninchens an.

Hier möchte ich noch einige Worte über das die Zwischenräume zwischen den Canälchen ausfüllende Bindegewebe einschalten. Dieses Zwischengewebe ist bekanntlich im menschlichen Hoden relativ stark entwickelt. Es sind da zwei Dinge aus einander zu halten. Zunächst sind die Canälchen umgeben von einer ziemlich derben, aus mehreren parallelen Faserlagen bestehenden und mit länglichen Kernen ausgestatteten fibrösen Kapsel; die innerste Lage dieser Kapsel bildet die *Membrana propria*, auf der die Spermatogonien und Fusszellen aufsitzen. Mit dieser Kapsel zeigt das eigentliche Zwischengewebe nur einen lockeren Zusammenhang; die Grenze hebt sich bei der Doppelfärbung mit Eisenhaematoxylin und Erythrosin schon tinctoriell sehr lebhaft hervor, indem die Kapsel einen leicht bräunlichen Ton annimmt, während das Zwischengewebe röthlich gefärbt erscheint.

Dieses Zwischengewebe zeigt nun an meinen Praeparaten von dem Hingerichteten ein merkwürdig gequollenes Aussehen. Es erscheint arm an Faserbildungen und auch an Zellen und lässt an den meisten Stellen ein gallertartiges, homogenes Aussehen erkennen. Die zahlreichen Spalten und Lücken, von denen es durchsetzt ist, sind wohl alle als Lymphspalten aufzufassen; sie erscheinen an den Praeparaten theils leer, theils aber ausgefüllt von einer feinkörnigen oder feinstreifigen Masse, in der ich mit Reinke geronnene Lymphe erblicken möchte. Das ganze Zwischengewebe scheint von Lymphe reichlich infiltrirt zu sein und hierin ist wohl auch, zum Theile wenigstens (es kann theilweise auch eine Reagenzienwirkung im Spiele sein), jenes „gequollene“ Aussehen begründet.

Das Verhältniss der Zwischenzellen zu den Lymphgefäßen ist ein derartiges, dass sie an vielen Stellen, wie schon Reinke bemerkt, direct von der Lymphe umspült werden. Von den bindegewebigen Scheiden, die nach Jacobson die interstitiellen Zellhaufen umgeben sollen, habe ich nichts bemerkt.

Zum Schlusse möge hier die Ansicht Platz finden, die ich mir über die Natur und Bestimmung der Zwischenzellen gebildet habe.

hauptung Harvey's,<sup>1</sup> dass sie sympathische Nervenzellen seien, sind hier zwei Meinungen aufgestellt worden:

1. Die erste, schon von dem Entdecker dieser Zellen, Köl liker<sup>2</sup> ausgesprochen, erblickt in ihnen eine protoplasmareiche Form von Bindegewebszellen. Leydig,<sup>3</sup> v. Ebner,<sup>4</sup> Boll,<sup>5</sup> Jacobson<sup>6</sup> haben sich dieser Ansicht angeschlossen. v. Mihá lkovics schreibt diesen Zellen in seiner oben citirten Arbeit aus dem Jahre 1879 S. 243 ebenfalls einen Bindegewebscharakter zu, giebt an, wie schon Leydig früher, dass sie scheidenartig die Blutgefässe begleiten und setzt hinzu: „Ich glaube, dass die Zellen eine viel allgemeinere Bedeutung und Verbreitung im Körper haben, als bis jetzt angegeben wurde“. Er stellt sie in eine Reihe mit den Zellen der Corpora lutea, der Steiss- und Carotidendrüse, ferner mit den Zellen der Rindenschicht der Nebenniere. Den hierdurch angedeuteten Gedanken führte Waldeyer<sup>7</sup> näher aus, indem er die genannten Zellen mit einigen anderen als „Plasmazellen“ oder als „perivasculäres Zellengewebe“ oder „Perithel“ in eine einheitliche Gruppe zusammenfasste, eine Auffassung, die sich bald, namentlich in der pathologischen Histologie einbürgerte. Mit grosser Bestimmtheit spricht sich neuerdings Hanse mann<sup>8</sup> für die bindegewebige Natur der Zwischenzellen aus, wobei er als Hauptargument den Umstand anführt, dass es ihm mit der van Gieson'schen Färbung gelungen sei, zwischen den einzelnen interstitiellen Zellen auch da, wo sie in epithelialer Anordnung dicht gedrängt beisammen liegen, eine Zwischen substanz nachzuweisen.

2. Nach der zweiten Ansicht stellen die Zwischenzellen Reste des embryonalen Bildungsgewebes des Hodens, also Abkömmlinge der Urniere

<sup>1</sup> R. J. Harvey, Ueber die Zwischensubstanz des Hodens. *Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften*. 1875. Bd. III. S. 497.

<sup>2</sup> A. Köl liker, *Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen* Leipzig 1854. Bd. II. S. 392.

<sup>3</sup> Fr. Leydig, *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere*. Frankfurt a. M. 1857. S. 495.

<sup>4</sup> V. v. Ebner, Untersuchungen über den Bau der Samencanälchen. *Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie in Graz*. Herausgegeben von A. Rollett. Leipzig 1871. Hft. II.

<sup>5</sup> Fr. Boll, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Gewebe *Archiv für mikroskopische Anatomie*. 1871. Bd. VII. S. 324.

<sup>6</sup> Jacobson, a. a. O. S. 371.

<sup>7</sup> W. Waldeyer, Ueber Bindegewebszellen. *Archiv für mikrosk. Anatomie*. 1875. Bd. XI. S. 176.

<sup>8</sup> D. Hanse mann, Ueber die sogenannten Zwischenzellen des Hodens und deren Bedeutung bei pathologischen Veränderungen. *Virchow's Archiv*. 1895. Bd. CXI. II. S. 538.

oder des Keimepithels dar. Auf wen diese Anschauung in ihren ersten Anfängen zurückgeht, vermag ich nicht zu sagen. In einer im Jahre 1877 erschienenen, unter Stieda's Leitung verfassten Arbeit sagt Messing:<sup>1</sup> „Es wäre lohnenswerth zu versuchen, auf dem Wege der Entwicklungsgeschichte der Natur dieses eigenthümlichen Hodenbestandtheiles näher zu kommen.“ Im Jahre 1874 hat v. Mihálikovics,<sup>2</sup> abweichend von seiner ersten, oben wiedergegebenen Stellungnahme, die interstitiellen Zellen auf embryonale Reste, speciell auf die von ihm sogenannten „Sexualstränge“ (eingewanderte Gruppen von Keimepithelzellen) zurückgeführt und betont, dass sie demnach in letzter Instanz epitheliale Bildungen und nicht Bindegewebszellen sind; indessen scheint v. Mihálikovics diese Ansicht neuerdings wieder aufgegeben zu haben, indem er die fraglichen Zellen in einer unlängst erschienenen, bisher blos in ungarischer Sprache veröffentlichten Arbeit<sup>3</sup> wieder als Bindegewebszellen auffasst. Böhm und v. Davidoff<sup>4</sup> halten die Zwischenzellen für Reste eines rudimentären Organes und setzen hinzu: vielleicht des Wolff'schen Körpers.

Eine Reihe von Autoren enthält sich jeder bestimmten Aussage über die Natur dieser Zellen und begnügt sich mit der Wiederholung des Henle'schen Wortes von deren Räthselhaftigkeit.

Die Gründe, die mich selbst dazu veranlassen, der zweiten von den beiden Anschauungen, nämlich derjenigen, die diese Zellen für embryonale Reste hält, den Vorzug zu geben, sind theils positiver, theils negativer Art. In ersterer Beziehung ist für mich der schon so oft betonte Umstand massgebend, dass sowohl die einzelnen Zellen in ihrer Form wie auch ihre Complexe in ihrer Anordnung ein so frappantes epithelartiges Aussehen darbieten. Besonders auffallend lassen sie einen solchen Typus erkennen bei der Katze, wo sie die Zwischenräume zwischen den Samenkanälchen an vielen Stellen fast vollkommen ausfüllen, richtige epitheliale, gegen die Umgebung scharf abgegrenzte Stränge bildend; aber auch beim Menschen ist ihr epithelialer Typus unverkennbar. Hansemann's Angabe, dass die Zellen auch da, wo sie sich scheinbar dicht gedrängt zu solchen Strängen vereinigen, durch eine besondere bindegewebige Zwischensubstanz von einander getrennt seien, vermag ich nicht zu bestätigen; ich sehe an den

<sup>1</sup> W. Messing, Anatomische Untersuchungen über den Testikel der Säugethiere. *Inaug.-Dissert.* Dorpat 1877. Vergl. S. 94.

<sup>2</sup> G. v. Mihálikovics, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und

Eisenhaematoxylinbildern, die sonst alle Strukturdetails dieser Zellen und ihrer Umgebung mit einer von anderen Methoden nicht erreichten Schärfe zur Ansicht bringen, an den Berührungstellen der Zellen nichts anderes als schmale dunkle Linien, die offenbar theils von den verdickten Randschichten der benachbarten Zellen, theils von einer in geringer Menge vorhandenen Kittsubstanz, wie sie auch anderen Epithelien zukommt, herrühren. Beiläufig möchte ich hier erwähnen, dass meine Praeparate auch von einer so weitgehenden Reduktion dieser Zellen, wie sie Hansemann<sup>1</sup> für den Menschenhoden im Allgemeinen angiebt, nichts erkennen lassen. Ueberall trifft man grössere Haufen an, die nicht nur aus 3—4, sondern aus 20 und mehr Zellen zusammengesetzt sind. Offenbar kommen hier weitgehende individuelle Verschiedenheiten vor.

Auf der anderen Seite kann ich nicht finden, dass für ihre Bindegeweb-snatur zwingende Gründe vorliegen. Eine Aehnlichkeit mit anderen Bindegewebszellen, wenigstens aus dem Bereich der normalen Histologie, haben sie nicht, weder ihre Einzelform, noch viel weniger aber die Art ihrer Gruppierung betrachtet; es würde sich hier, wie schon Henle bemerkt, gewissermassen um eine Erweiterung des Bindegewebsbegriffes ad hoc handeln, in dem Sinne, dass man auch epithelartig aussehende Zellstränge, für die man sonst keine Verwendung findet, als eine besondere Gattung von Bindegewebe, diesem Begriffe unterordnen darf. Bezeichnet man unsere Zellen als „Bindegewebszellen“, so besteht wohl kein Grund, auch die Elemente der Nebenniere, die ja mit unseren Zellen eine grosse Aehnlichkeit zeigen, anders als solche anzusprechen, eine Auffassung, die sicherlich unbegründet wäre. Anders liegt die Sache bei den ebenfalls epithelartig angeordneten „Endothelien“; hier kann die Zugehörigkeit zur Bindegewebsgruppe nicht fraglich sein, da man ja ihre Entwicklung aus dem Bindegewebe direkt beobachten kann. Eine solche Entstehungsweise ist aber für die Zwischenzellen des Hodens noch von Niemandem gesehen worden und ist ja auch ganz unwahrscheinlich.

Dass bei dem Menschen und auch bei vielen Thieren nicht alle Zellen in epithelialem Verbande liegen, sondern einzelne nach Art von Bindegewebszellen eine isolirte Lage im Bindegewebe einnehmen, will nichts sagen. Ich erblicke darin das Product eines secundären Hineinwachsens des Bindegewebes zwischen die Elemente der ursprünglich wohl überall compacten Zellhaufen, wodurch diese zersplittert und theilweise in ihre Elemente zerlegt werden. Von dieser Ansicht ausgehend könnte man jene oben beschriebenen Anastomosen, die manche von den isolirt liegenden Zellen



Gerade diese alleinstehenden Zellen scheinen mir einen überzeugenden Beweis für die Besonderheit der Zellgattung in sich zu schliessen. Denn immer wird es gelingen, wenigstens beim Menschen, eine solche Zelle, wenn sie auch noch so isolirt inmitten des Bindegewebes liegt, auch ohne Berücksichtigung ihrer Krystalloide, durch einige morphologische Merkmale sicher als „interstitielle Zelle“ zu erkennen. Uebergänge zwischen diesen Zellen und den Elementen des Bindegewebes, Exemplare, bei denen die Entscheidung, ob sie zur einen oder anderen Gattung gehören, Schwierigkeiten bereiten würde, sind mir niemals entgegengetreten. Die Mastzellen, die im Zwischengewebe des Hodens beim Menschen keine Seltenheit sind und die ich besonders mit der Toluidinblaufärbung sehr schön darstellen konnte, sind von unseren Zellen, auch abgesehen von ihren basophilen Körncheneinschlüssen, auf den ersten Blick zu unterscheiden. Sie sind von geringeren Dimensionen und von rundlicher Form und zeigen einen kleineren Kern, der immer in der Mitte der Zelle liegt. Mit den sonstigen „fixen Bindegewebszellen“, die man, in spärlicher Zahl, noch im Zwischengewebe antrifft, kann von einer Aehnlichkeit schon deshalb nicht die Rede sein, weil man von diesen gewöhnlich nur den Zellkern sieht, der auch von anderer Grösse, Form und innerer Beschaffenheit ist, als der der Zwischenzellen.

Für die Besonderheit unserer Zellen gegenüber den Elementen des Bindegewebes sprechen schliesslich sehr überzeugend ihre Krystalloideinschlüsse; niemals wird man in den Bindegewebszellen derartiges antreffen.

Ein sicheres Argument für die bindegewebige Natur der Zwischenzellen würde allerdings die pathologische Anatomie liefern können, wenn sie unanfechtbar beweisen könnte, dass durch deren Proliferation bindegewebige Geschwülste entstehen. Dieser Beweis ist aber bis jetzt noch nicht erbracht. Zwar hat Hansemann unlängst in seiner citirten Arbeit eine carcinomähnliche Sarcomform des Hodens, deren Sarcomnatur übrigens auch noch fraglich zu sein scheint, auf die Wucherung dieser Zellen zurückgeführt, indess scheint mir in dieser Angabe nicht viel mehr als eine Hypothese vorzuliegen; ist doch der einzige Umstand, worauf sich Hansemann's Ausspruch stützt, „die auffallende Aehnlichkeit der Zellen solcher Tumoren mit den grossen Zwischenzellen“.

Von den vielfach angegebenen, aber auch schon öfters geleugneten Beziehungen der Zwischenzellen zu den Blutgefässen konnte ich mich in

Haben wir so die Zwischenzellen als unverbrauchte Reste des embryonalen Bildungsmaterials des Hodens hingestellt, so ist damit selbstverständlich nur ein morphologisches Verhalten ausgesprochen, keineswegs aber auch die Meinung, dass sie auch in Bezug auf die Function unnütze Ueberbleibsel darstellen. Wäre eine solche Ansicht bis vor Kurzem noch möglich gewesen, so ist sie es heute wohl nicht mehr. Gerade der Nachweis der Krystalloide scheint in dieser Hinsicht eine wichtige Aufklärung zu enthalten. Ihre Gegenwart weist darauf hin, dass diese Zellen der Sitz eines lebhaften Stoffwechsels sind, dass mit anderen Worten ihnen bei dem Eintritt des Organs in seine functionelle Phase eine bestimmte, mit der Samenbildung auf irgend eine Weise zusammenhängende Verrichtung zuge-theilt wird.

Der Befund der in so grosser Menge vorhandenen Krystalloiden hat schon Reinke veranlasst, eine Ansicht hierüber aufzustellen. Nach seiner Meinung produciren die Zellen „ähnlich wie bei der Schilddrüse einen uns unbekannten Stoff, der durch den Lymphstrom ins Blut übergeführt wird und vielleicht unbekannte Wirkungen ausübt“. Wird dieser Stoff in excessivem Maasse producirt, so kommt er zur Aufspeicherung in Form der Krystalloide.

Etwas anders ist die Meinung, zu der ich selbst hierüber gekommen bin. Sie stützt sich vor Allem auf die Thatsache, dass die Krystalloide im Pflanzenreiche nirgends Secrete, sondern überall aufgespeicherte Reservahrungsstoffe darstellen, Stoffe, die nicht das Endglied in den Leistungen eines Organes repräsentiren, wie etwa ein Secret in den Leistungen einer Drüse, sondern ein Zwischenglied, eine Substanz, die erst noch in der Bildung neuer Zellen, zum Aufbau neuer Gewebe Verwendung finden soll, wie z. B. die Krystalloide in den vergänglichen Knospendecken der Oleaceen in den cellulären Aufbau der sich entfaltenden Blüthe einbezogen werden. Hält man sich an diese Erfahrungen, so darf man auch im Hoden die die Krystalloide beherbergenden Zellen als Träger von Nahrungsmaterial, als Vorrathskammern von Zellbildungsstoffen auffassen.

Wenn man nun weiter fragt, wozu diese Aufspeicherung dienen kann, welchem Hodenbestandtheil dieses Reservematerial zu Gute kommen soll, so lenkt sich die Aufmerksamkeit von selbst auf den Inhalt der Samencanälchen. Nirgends im Organismus tritt uns unter normalen Umständen eine so grossartige, stetige, aber in ihrer Intensität doch so sehr wechselnde Neubildung von Zellen entgegen, wie im Hoden, ein Vorgang, der sicherlich auch aussergewöhnliche Einrichtungen zur continuirlichen Zuführung der nöthigen Bildungstoffe erfordert. So treten zu dem stark entwickelten Blutgefäss- und dem noch stärker entwickelten Lymphgefässsystem des Hodens, als dritter Factor, wenigstens bei vielen Thieren und dem Menschen, noch

die besonderen interstitiellen Zellen hinzu, denen die Aufgabe zufällt, in Zeiten ruhigerer Thätigkeit des in seiner Function so schwankenden Organes den Ueberschuss an Nahrungstoffen, die dem Hoden durch seine Gefäße zugeführt werden, in sich aufzuspeichern, um ihn dann, bei stürmischerer Inanspruchnahme der Hodenfunction, in gelöstem Zustande zunächst an die Lymphe und durch deren Vermittelung an die bei der Spermatogenese theiligten Elemente der Samenkanälchen abzugeben. Somit hätten wir es in den Zwischenzellen mit Nährzellen der Hodentubuli zu thun, mit Elementen, die zur Spermiabildung doch in einer gewissen Beziehung stehen. So findet im Lichte dieser Anschauung nun auch die Thatsache ihre Erklärung, dass die Krystalloide nur im geschlechtsreifen, functionirenden Hoden anzutreffen sind.

Tübingen, den 23. Oktober 1896.

---

## Erklärung der Abbildungen. (Taf. I.)

Sämmtliche Figuren sind nach Praeparaten gezeichnet, die mit Sublimat fixirt und nach der Eisenhaematoxylinmethode von M. Heidenhain mit Nachfärbung in Erythrosin gefärbt wurden. Zeiss, Apochromat 2<sup>mm</sup>, Apert. 1·40. Zeiss'scher Zeichenapparat, Tubuslänge 160, Projection auf den Arbeitstisch.

**Figg. 1—6.** Interstitielle Zellen aus dem Hoden eines Hingerichteten, mit Krystalloiden.

— **Fig. 7.** Zwei anastomosirende interstitielle Zellen.

**Fig. 8.** Interstitielle Zelle mit einer scheibenförmigen homogenen Stelle (Fuchsin-körperchen?).

**Figg. 9—14.** Interstitielle Zellen ohne Krystalloide; die körnige Plasmosphaere tritt deutlich hervor.

**Figg. 15—17.** Drei Nervenzellen aus einem Grenzstrangganglion des Igels. Starke Entfärbung. Im Kern je ein stäbchenförmiges Krystalloid.

**Figg. 18—27.** Interstitielle Zelle aus dem Hoden des Katers. Zu beachten sind: die excentrische Lage und Einbuchtung des Kernes, der wabige Bau des Zellkörpers, die Protoplasmaansammlung neben dem Kern, das als Doppelkörnchen auftretende Centrosom und schliesslich die schwarz gefärbten paraplasmatischen Zellproducte.

# Die vitalen Leistungen des Organismus.

Von

**R. Altmann.**

---

Es erscheint nicht ohne Interesse, auch einmal die Analogien und Differenzen der lebenden Kraftäusserungen zusammen zu stellen und zu vergleichen, und so in übersichtlicher Weise dieselben zu erörtern.

Die erste Pflicht des Morphologen ist hierbei, die Formen und ihre Veränderungen an den lebenden Elementen zu berücksichtigen, unter denen sich jene vitalen Leistungen abspielen, bevor die functionelle Seite derselben berücksichtigt wird.

Wir unterscheiden bekanntlich die animalen und vegetativen Vorgänge und finden auf Grund der Erfahrungen die Thatsache bestätigt, dass die ersteren an die Gegenwart fibrillärer Elemente gebunden sind, die letzteren aber von unitären Körnern abhängen.

Jedenfalls vollziehen sich alle vitalen Leistungen an geformten Elementen; Lösungen und homogene Protoplasmen haben diese Fähigkeit nicht.

Darum ist auch die frühere Anschauung, dass das homogene Protoplasma der Träger aller lebenden Prozesse sei, als veraltet zu betrachten und den noch immer vorhandenen Anhängern jener Anschauung muss der Vorwurf gemacht werden, dass sie die Fortschritte der neuen Aera nicht genügend kennen oder verstehen.

Es sei von vornherein betont, dass jener Gegensatz von fibrillären und unitären Elementen nur ein scheinbarer ist.

Der Nachweis ist gelungen, dass die Muskel- und Nervenfibrillen nicht nur aus einander angereihten Theilstücken mit regelmässiger Querlagerung derselben bestehen, sondern auch das beide ihre Genese dadurch erfahren, dass unitäre Körner (Granula) sich linear aneinander legen, verbinden und zu kurzen Stäbchen umformen.

Für die Nervenfasern und ihren Axencylinder zeigt dieses zuerst Fig. 5, S. 62,<sup>1</sup> diese Figur demonstriert die Identität des Axencylinders mit der Muskelfaser in ihrer Structur in deutlichster Weise. Dazu kommt, dass schon früher Kupffer in seinem Aufsatz: „Ueber den Axencylinder der markhaltigen Nervenfasern“<sup>2</sup> dieselben interfibrillär gelagerten fuchsinophilen Körnerreihen dargestellt hat, wie sie die Bilder der Taf. IX und X für die Muskelfaser zeigen.

Für die Genese der Muskelfibrillen mögen Fig. 4, S. 60 und Figg. 2 und 3 Taf. IV dienen, für die Nervenfibrillen zeigen Fig. 1 und besonders Fig. 2 Taf. XIV, dass zur Entstehung derselben ebenfalls unitäre Körner sich linear aneinander reihen. Die Kupffer'schen Körner treten erst zur Zeit der Reifung des Axencylinders zu Tage und haben offenbar vegetative, nicht animale Functionen.

Auf diese Weise habe ich meiner früheren Entdeckung vom Gesetz der specifischen Vertheilung der Kerntheilungen im Embryo und seines dadurch bedingten formalen Wachsthum eine zweite embryologische Thatsache zugefügt, die ebenfalls nicht ohne Werth sein dürfte. Es wird nothwendig sein, mit allem Raffinement der Technik die Uebergänge zu suchen, die von diesem embryonalen Bilde zum reifen ausgewachsenen Axencylinder führen.

Die Erforschungen der animalen Leistungen und ihrer Abhängigkeit von der Materie muss sich leider darauf beschränken, die Substrate derselben in ihrer Identität der Structur und in ihrer genetischen Beziehung zum Granulum demonstriert zu haben. Die hier in Betracht kommenden Vorgänge in ihrem inneren Zusammenhang mit der Materie zu erkennen, ist unmöglich, weil, wie ich dieses schon an einem anderen Orte ausgesprochen habe,<sup>3</sup> hier nicht sichtbare Veränderungen der Formelemente, sondern nur moleculare Verschiebungen und Bewegungen in Frage kommen.

Anders ist dieses mit den vegetativen Processen, die — so verschieden sie auch in den Organen des Körpers auftreten — doch überall sich durch Veränderungen der Körner in ihrer Grösse und Reaction sichtbarlich zu erkennen geben.

Wir müssen hierbei zweierlei Arten des Stoffwechsels in den Zellen unterscheiden, nämlich den productiven und nutritiven. Der erstere erzeugt in und durch die Granula neue Stoffe, der letztere dient nur dazu, die Selbsternährung der Zelle zu bewirken. Neben dem productiven Stoff-

<sup>1</sup> Die Angaben von Figuren und Tafeln beziehen sich auf mein Werk: *Die Entwicklungsstadien und die Beziehungen zu den Zellen* Leipzig 1904 II. Aufl.

wechsel findet sich naturgemäss stets auch der nutritive vor, während der letztere ohne jenen existiren kann.

Der rein nutritive Stoffwechsel spielt sich in den Zellen ohne sichtbare Veränderung ihrer Elemente ab, so dass das Bild sich aus kleinen Granulis und der dazwischen liegenden todtten Zwischensubstanz zusammengesetzt zeigt.

Anders ist dies mit dem productiven Stoffwechsel. Hier nehmen die kleinen Granula die zugeführten Nährstoffe auf und wachsen unter Assimilation derselben zu grossen, reifen, nicht mehr vitalen Stoffwechselkörnern heran, welche bestimmt sind, die Mutterzelle zu verlassen, um anderweitige Verwendung zu finden.

Zu den Zellen mit productivem Stoffwechsel gehören die der Drüsen, die Epithelien des Verdauungstractus und ein Theil der Binde substanzzellen, insbesondere diejenigen, die den Fettansatz zu besorgen haben.

An allen diesen Organen sind die Vorgänge des vegetativen Stoffwechsels von mir und meinen Mitarbeitern verfolgt und einer eingehenden Untersuchung unterzogen worden.

Bevorzugt wurde hier zunächst die Erzeugung des Fettes, wie sie bei der Fettresorption im Darmcanal (Krehl), bei der Entwicklung und dem Fettansatz der Fettzellen des Bindegewebes (Metzner) und in den Fett secernirenden Drüsen (Altmann) mit Hülfe der Osmiumsäure sicher bis in die feinsten Formtheile zu verfolgen ist.

Ausserdem breitete ich meine Studien auf alle anderen Drüsengattungen der verschiedensten Thierclassen aus, so dass hier für die Secretionsprocesses ein fast erschöpfendes Material zusammengebracht wurde.

Auf diese Weise erreichten wir das gemeinsame Resultat, dass wo productiver Stoffwechsel vorhanden ist, die Granula die einzigen Träger desselben sind.

Zu diesem selben Ergebniss sind auch diejenigen Forscher gelangt, welche an der Pflanze (Zimmermann, Crato) und den niederen Organismen (Gebrüder R. und L. Zoja in Pavia) demselben Ziele nachgegangen sind. In diesen Bestrebungen sind wenigstens die Anfänge gegeben zu bestätigen, dass alle Lebensvorgänge aller Lebewesen dem Granulum unterworfen sind. Ausserdem sind auch sonst noch mancherlei Beiträge von anderen Autoren zur Granulalehre gegeben worden.<sup>1</sup>

Die erwähnten Uebergänge der kleinen lebenden Granula zu den grossen nichtvitalen Stoffwechselkörnern sieht man entweder an demselben Bilde auf einmal neben einander, oder man muss die verschiedenen Stadien des Processes zu verschiedener Zeit aufsuchen oder sie experimentell erzeugen.

<sup>1</sup> Die Granulalitteratur soll in einer späteren Abhandlung eingehender behandelt werden.

An manchen Drüsen gelingt es nicht, diese Uebergänge — sei es direct oder indirect — zu sehen, doch ist die Gegenwart der grossen Stoffwechselkörner neben den kleinen Granulis und ihrer Zwischensubstanz hinreichend, um die Nothwendigkeit solcher Uebergänge zu zeigen und jedenfalls den productiven Stoffwechsel als vorhanden nachzuweisen. Die Figuren der Taf. XIX bis XXIII<sup>1</sup> sind Belege dafür.

Fehlen auch die grossen Körner und bleiben nur kleine mit Zwischensubstanz die einzigen Constituenten des Protoplasmas, dann ist der productive Stoffwechsel ausgeschlossen und nur der nutritive als allein vorhanden anzunehmen.

Für die Uebergänge der kleinen zu den grossen Körnern, die gleichzeitig in einem Bilde auftreten, sind die Figg. 1 und 2 der Taf. XV von der analen Talgdrüse des Meerschweinchens und der inguinalen Fettdrüse des Kaninchens von classischer Schönheit und Deutlichkeit, wenn es sich darum handelt, jene Uebergänge mit einem Blick zu übersehen.

Die verschiedenen Stadien des Processes, zu verschiedener Zeit untersucht, zeigen sich am besten in den Krehl'schen Bildern der Taf. XXX, wo die Granula der Darmepithelien bei der Fettresorption von nur grauen staubförmigen Anfängen zu grösseren schwarzen Körnern bis zu grossen durch Confluiren der letzteren entstehenden Fettkugeln anwachsen und so alle Uebergänge für die Fettaufnahme dieser Zellen gegeben werden.

Aehnliches hat auch Metzner für die Entwicklung des Fettgewebes in der Bindegewebsplatte und für die Fettbildung der reifen Fettzelle gezeigt. Er bestätigte hierbei die Angaben Kölliker's und Toldt's von der Art der Verbreitung des entstehenden Fettgewebes und stellte gleichzeitig die Genese der reifen Fettzelle auf Grund der granulären Umwandlung fest (vergl. Fig. 2 Taf. XVII).

Zu jener dritten Gattung der Drüsen, wo die Uebergänge erst experimentell hervorgerufen werden müssen, gehört besonders die Parotis und Submaxillaris.

Nach Injection von Pilocarpin erhält man bei der Katze für die Parotis die Bilder Taf. XXIV bis XXVII, wo die ab- und aufsteigende Reihe der Erschöpfungs- und Erholungsstadien zu sehen sind. Taf. XXVII bis XXIX geben in gleichem Sinne die Erschöpfungsbilder der Submaxillaris.

Die grossen Stoffwechselkörner verlassen, wie dieses schon oben erwähnt ist, die Zelle. Sie thun dieses in corpusculärer Form, wenn die Drüsenzelle nach dem Secretraum hin geöffnet ist und so den Durchtritt derselben gestattet; bei geschlossenen Zellen kann der Austritt nur nach

---

<sup>1</sup> Alle Angaben beziehen sich auf mein oben citirtes Werk.



erfolgter Auflösung der Stoffwechsellkörner erfolgen, wie dies bei der Leber, der Parotis und dem Pankreas der Fall ist.

Zur ersten Gattung gehören die Bilder der Taf. XIX bis XXIII. In Taf. XIX sind die fetthaltigen Kugeln durch die Behandlung extrahirt, desto deutlicher treten ihre gleich grossen Lücken hervor. Man sieht dieselben umgeben von den groben Intergranularnetzen sowohl im Zellkörper wie im Secretraum, so dass Kugeln und Netze beide in den letzteren übergehen. Es geschieht dies meist nach Verbrauch und Verlust der kleinen Granula, nur Fig. 3 dieser Tafel bildet davon eine seltene Ausnahme. Taf. XX bis XXIII zeigen wenigstens dieselben Körner in den Drüsenzellen und im Secretraum resp. im Ausführungsgang.

Bei der Erzeugung der verschiedenen Stoffwechselproducte durch die Granula gehen viele primäre Körner verloren; der Ersatz derselben geschieht durch Theilung der restirenden, und zwar oft so, dass zunächst eine Verlängerung derselben zu Fädchen vorausgeht, deren Zerfall gleich mehrere Individuen giebt. Es ist dieses für lebhaft producirende Zellen gewiss nützlich, ja nothwendig, um den grossen Verbrauch zu decken.

Diese Fädchen lassen sich beobachten in Figg. 3, 4 u. 6 Taf. III, Fig. 2 Taf. V, Fig. 1 Taf. VII, Fig. 1 u. 2 Taf. VIII, Fig. 1 u. 2 Taf. XX, Fig. 2 Taf. XXIV, Fig. 1 Taf. XXV, Fig. 1 Taf. XXVI, Fig. 2 Taf. XXVIII, Figg. 1 u. 2 Taf. XXX. Es ist dieses eine Reihe von Bildern, deren Umfang zeigt, dass die Fädchenbildung zu den gewöhnlichen Vorkommnissen der Stoffwechselzellen gehört. Aus der vielfachen Gegenwart dieser Fädchen auf eine Filarstructur (Flemming) zu schliessen, ist ebensowenig gerechtfertigt, als dies bei den animalen Fibrillen der Fall ist. Beide Filararten sind unzweifelhaft Abkömmlinge der Granula, daher sind diese die einzigen Bildner aller Structuren der lebenden Substanz und der Zellen.<sup>1</sup> Auch die Netze und Waben von Heitzmann und Bütschli sind nichts weiter, als der negative Ausdruck der Granulastructur. Beide Autoren sahen die Granula nicht, und hielten die Maschenräume, in denen sich dieselben befinden, für leere Lücken.

Zu den Drüsen mit offenen Zellen gehören auch die Schleimdrüsen, deren Hauptrepräsentanten die Submaxillaris und — als unitäre Drüsengebilde — die Becherzellen sind.

<sup>1</sup> Sehr instructive Bilder liefert hierfür die Fettleber von *Rana esculenta*, wie sie in Figg. 3 und 5, Taf. III zu sehen sind. Fig. 5 ist ein jüngeres Stadium als Fig. 3 und man sieht dort an derselben Stelle Körner, wo hier Fädchen sind. Die genetische Abhängigkeit der Fädchen von den Körnern ist also hier unzweifelhaft.

An Fig. 1 Taf. XXVIII von der Submaxillaris der Katze sieht man zunächst den directen Uebergang der groben Intergranularnetze des protoplasmatischen Halbmondes zu den Schleimnetzen im Centrum des Acinus. Diese Beobachtung brachte mir alsbald Zweifel darüber, dass, wie bisher allgemein angenommen wird, Halbmond und Schleimnetz zweierlei Arten von Zellen sind. Man hat geglaubt, mit den älteren Methoden in beiden Abtheilungen Kerne zu sehen und schloss daraus auf die Doppelnatur der Acinuszellen.

Die Granulamethoden lehren hier etwas anderes, nämlich dass überall wo protoplasmatische Theile — angezeigt durch die Gegenwart der Granula — sind, dort auch Kerne sich finden, wo dagegen nur Schleimnetze bestehen, nie ein Kern sichtbar ist.

Ich habe dieses durch vielfache methodische Vergleiche nachweisen können, so dass es zweifellos ist, dass Halbmonde und Schleimnetze nur Theile einer Zelle sind, die analog der Becherzelle einen basalen Protoplasmatheil und einen centralen Schleimnetztheil haben, welch letzterer aus dem ersteren hervorwächst.

An reinen Querschnitten erhält man wohl nothdürftige Abgrenzung der beiden Zelltheile, wenn man die älteren Methoden anwendet; an Schräg- und Flachschnitten durch den Halbmond aber hört die Diagnose auf und der Irrthum beginnt. Nur durch die Granulamethoden kann auch hier die Gegenwart der protoplasmatischen Theile, d. h. durch Nachweis der Granula deutlich gemacht werden.

Das citirte Bild des Submaxillaris der Katze zeigt dieses in deutlichster Weise. Links oben und rechts sind schräg und flach getroffene Durchschnitte der Halbmonde zu sehen, welche ebenso Kerne enthalten, wie die reinen Querschnitte, während in sämtlichen Schleimnetztheilen kein Kern zu sehen ist.

Also sowohl jener direkte Uebergang der Intergranularnetze im Halbmonde zu den Netzen des Schleimtheiles, wie auch die einheitliche Existenz der Kerne zeigen, dass diese von Gianuzzi entdeckten Gebilde nicht selbständige Zellen, sondern nur Theile von solchen sind, und dass es in den Acinis der Submaxillaris nur eine Gattung von Drüsenzellen giebt.

Unter allen Drüsen ist die Niere die einzige, welche ausser kleinen Granulis und der zugehörigen Zwischensubstanz nichts anderes in ihrem Zellinhalt zeigt. Die Epithelzellen der Harnkanälchen entbehren deshalb auch nach Obigem des produktiven Stoffwechsels und begnügen sich mit dem nutritiven, mit ihrer Selbsternährung, wie die Abwesenheit der grossen Körner zu zeigen scheint.

Dennoch deuten Fig. 2 Taf. IV und Fig. 1 Taf. V von der Niere des Salamanders und der Maus darauf hin, dass Stoffe aus den Zellen in den

Canalraum eintreten, so dass also, wenn auch die eigene Production specifischer Stoffe ausgeschlossen ist, durch die Nierenepithelien wenigstens ein Transport schon fertiger Substanzen aus den Blutgefässen in den Canalraum wahrscheinlich ist.

Um die Abgrenzung zwischen diesem Raum und der Zelle genauer zu erhalten, wurde der Urether einer Hundeniere unterbunden und  $1\frac{1}{2}$  Stunden danach die zugehörige Niere untersucht. Es ergab sich hierbei das Bild der Fig. 1 Taf. XVIII, wo die Epithelzellen sich gegen den durch Druck erweiterten Canalraum durch einen granulafreien Saum abgrenzen, der von hervorquellenden structurlosen Substanztheilen vielfach durchbrochen wird.

Genau dasselbe Bild erhielt ich von der Urniere des Hühnchens 13 Tage nach Anfang der Bebrütung; selbst der hier bestehende Stäbchensaum stört den Austritt der structurlosen homogenen Substanzkugeln nicht.

Wenn also auch die selbständige Production specifischer Stoffe in den Nierenepithelien nicht vorhanden ist, so können sie doch, wie es nach den Bildern den Anschein hat, gewisse fertige Stoffe in die Harnkanälchen transportiren.

Die allgemeine Frage vom Transport der Stoffe im Organismus hat ein hervorragendes Interesse, wenn es sich darum handelt zu unterscheiden, ob dieser Process ein rein physikalischer oder ein vitaler Vorgang ist.

Sauerstoff, Wasser, darin gelöste Salze und hydrolysirte Eiweisskörper, Kohlenhydrate und Fettsäureverbindungen werden nach ihrer Aufnahme durch die Lungen und Darmepithelien dem Blutstrom zugeführt und gelangen so zu allen Organen und Theilen des Körpers.

Die Anhänger des physikalischen Princips erklärten die Athmung für einen Diffusionsaustausch des Sauerstoffes der Luft mit der Kohlensäure des Blutes, den Uebergang des Wassers und aller darin gelösten Stoffe aber in die Organe und Gewebe als einen auf Druckfiltration beruhenden Vorgang.

Für die Lungenathmung ist nun in Ludwig's Laboratorium experimentell der Beweis gegeben worden, dass das procentuale Verhältniss jenes Austausches von Sauerstoff und Kohlensäure den physikalischen Gesetzen der Diffusion nicht entspricht, dieser Austausch also ein vitaler Vorgang sein muss.

Es war ein Zeichen der hohen Objectivität unsers Meisters der Physiologie, dass er wenigstens in diesem Punkte seine eigene physikalische Theorie widerlegte und der Vitalität ihr Recht gab.

Auch für den Transport des Wassers und der darin gelösten Bestand-

aufhören wirksam zu sein, und dass auch hier die vitale Energie der allgemein maassgebende Faktor ist.

Als Trennungsschicht dienen überall zunächst die Endothelzellen der Blutcapillaren. Ueber diese ist mir aus früheren Untersuchungen Folgendes bekannt geworden.

Spannt man das Mesenterium des lebenden Frosches nach Cohnheim's Methode unter einem Deckglas aus und beobachtet mit guten Immersionslinsen, so sieht man zunächst die Endothelzellen der Blutcapillaren im optischen Querschnitt als lineare Gebilde.

Ist aber erst der durch die Operation hervorgerufene Entzündungsreiz wirksam geworden, so dass neben den auswandernden Leukocyten auch grössere Flüssigkeitsmengen die Capillarwände passiren, so sieht man die Endothelzellen anschwellen und zwar erst spindelförmig, dann halbkugelig, so dass eine solche Capillarwand oft wie eine Hügelkette aussieht.

Auf diese Weise erkennt man, dass die Endothelzellen keineswegs passive Gebilde sind, sondern durch jene Anschwellungen ihre Activität anzeigen. Was für den operativen Reizzustand gilt, dürfte auch für die normalen Verhältnisse Geltung haben, wenn auch in geringerem Maassstabe der Anschwellungen. Diese können so klein sein, dass sie nur schwer oder gar nicht zu beobachten sind, ihre Existenz aber lässt sich aus den Reizbildern mit einiger Sicherheit schliessen.

Die Vermuthung liegt nahe, dass diese Schwellungen der Endothelzellen mit dem Transport der gelösten Stoffe durch die Gefässwände in Zusammenhang stehen.

Diese Beobachtung habe ich schon vor längerer Zeit gemacht. Hierbei hatte ich Gelegenheit zu sehen, dass einzelne Endothelschwellungen sich bedeutend in die Länge zogen und ihre Kuppe durch Abschnürung abstiessen. Ich glaubte deshalb damals, diese Schwellungen überhaupt als Vorstadien der Neubildung von Leukocyten betrachten zu können. Weitere und intensivere Untersuchungen haben mich nun gelehrt, dass diese Abstossung nur vereinzelt vorkommt, der Vorgang der Schwellung der Endothelzellen also eine andere Bedeutung haben müsse und wahrscheinlich dem Transport des Wassers und der darin gelösten Stoffe durch die Capillarwände zu Gute kommt.

Dieser bei den Endothelzellen bestehende Modus des Transportes wird in der Niere noch durch die Mitwirkung der Epithelzellen der Harnkanälchen und der Glomerusschlingen complicirt.

Bei den Epithelzellen der Harnkanälchen finden wir den Unterschied dass nur der Corticaltheil Transportgebilde zeigt, der Medullartheil nicht, wie der Vergleich von Figg. 1 u. 2 der Taf. IV zeigt.

Ob und in welcher Weise bei Endothelien und Nierenepithelien dieser Transportvorgang mit Hilfe der Granula geschieht, ist wegen der Ungunst der Objecte nicht zu eruiren. Wie in andern Fällen die Uebergänge der primären Granula zu den grossen Stoffwechselkörnern weder direct noch indirect sichtbar werden (vergl. Figg. 1 u. 2 Taf. IV), so ist hier auch die Möglichkeit vorhanden, dass selbst diese letzteren durch Mangel an Differenzen verdeckt werden und dadurch eine scheinbare Homogenität entsteht.

Wir haben also bisher die animalen und vegetativen Leistungen des Organismus in ihrer Beziehung zu den Granulis und ihren Derivaten besprochen, die ersteren in der Form der Contractilität und Sensibilität, die letzteren als Effecte des productiven, nutritiven und transportativen Stoffwechsels.

Damit sind die Gesamtleistungen des Organismus noch keineswegs erschöpft. Die höchste vegetative Leistung desselben dürfte wohl die allen Lebewesen zukommende Fähigkeit sein, durch Theilung oder Keimbildung gleichartige Individuum derselben Art und Gattung erzeugen zu können. Dieses Princip der Vererbung ist mit vielen Worten erörtert worden, mögen die Thatsachen bald folgen.

Durch den Nachweis der Nucleinsäuren<sup>1</sup> ist gezeigt worden, dass die Kern- und Vererbungssubstanz gegenüber den Eiweisskörpern unabhängig ist; damit ist wenigstens der alte Irrthum weggeschafft worden, dass jede Vitalität von den Eiweisskörpern abhängt und diese die einzigen Träger der lebenden Processe seien. Dennoch sind wir noch weit davon entfernt, die genetischen Beziehungen der Nucleinsäuren zu der Vererbung zu verstehen.

Für die vergleichende Beurtheilung der vitalen Leistungen der verschiedenen Organismen ist die Frage von Wichtigkeit, welche von ihnen im Stande sind, die sie selbst zusammensetzenden Stoffe organischer Art aus unorganischen Substanzen zu erzeugen und welche dieses nicht können. Wir müssen in dieser Beziehung der Pflanze die Energie der Urzeugung dieser organischen Stoffe zuweisen und als Ausgangspunkt derselben die Assimilation der Kohlensäure zu Kohlehydrat durch die Chlorophyllkörner betrachten. Thiere und Menschen sind nur Parasiten der Pflanzenwelt.

Man hat ausserdem den niederen Organismen noch zwei andere Fähigkeiten zugemuthet, nämlich die katalytische Kraft und die Anaërobie.

Was die erstere betrifft, so ist in allen hierauf bezüglichen Angaben

alle chemischen Vorgänge sich in und mit der Substanz derselben abspielen und wenn ausserhalb derselben neue Stoffe zu finden sind, so dürften dieselben wohl Ausscheidungs- oder Umwandlungsprodukte der lebenden Substanz selbst sein.

Auch die Anaërobie ist zweifelhaft in ihrer Existenz. Wenn man bedenkt, dass die lebende Substanz, um die in ihr vor sich gehenden Prozesse auszuführen, offenbar der activen Oxydation bedarf, so muss auch die Möglichkeit zugegeben werden, dass sie auch bei völliger Entziehung des äusseren Sauerstoffes sich diesen aus Verbindungen selbst abspalten kann. Das Beispiel der Chlorophyllkörner, welche bei der Assimilation der Kohlensäure ungeheure Mengen des Sauerstoffes frei machen und denselben hier aus seiner festesten Verbindung loslösen, zeigt, dass lebende Elemente den Sauerstoff thatsächlich aus seinen Verbindungen abspalten können.

Alle vitalen Leistungen, die animalen wie die vegetativen, bedürfen des Sauerstoffes und sie hören auf wirksam zu sein, sobald der Sauerstoffmangel den erlaubten Grad überschritten hat. Selbst bei den Pflanzen, die grosse Mengen Sauerstoff abgeben, ist dieser doch nothwendig, um die protoplasmatischen Vorgänge möglich zu machen, und die botanischen Physiologen haben selbst hierfür die ausreichenden Beweise gegeben.

Eine nähere Betrachtung der im Organismus sich abspielenden vital-chemischen Vorgänge zeigt, dass dieselben hier auf Grund vital-chemischer Kräfte sich leicht und sicher vollziehen, während, wenn der Chemiker ausserhalb desselben die gleichen Zersetzungen und Umwandlungen erhalten will, er hierzu der eingreifendsten Agentien der Chemie bedarf.

Oxydation und Reduction in activer Wirkung spielen offenbar in beiden Fällen die Hauptrolle. Wenn Drechsel die Eiweisskörper auf diese Weise unter Anwendung chemischer Gewaltmittel bis zum Harnstoff hin gespalten hat, so dürfte für diesen Process dieselbe Ursache auch im Organismus wirken, nur dass hier nicht eingreifende Reagentien, sondern nur vital-chemische Kräfte in Frage kommen, die das täglich spielend erreichen, was der Chemiker erst in Wochen mit aller Anstrengung fertig bringt.

Schon in meiner Erstlingsarbeit über die Granula<sup>1</sup> habe ich darauf hingewiesen, dass auf Grund solcher Analogien es auch für die lebende Substanz wahrscheinlich ist, dass sie den Sauerstoff activiren kann und nannte ich die Granula nicht nur Bioblasten oder Lebenskeime, sondern auch Ozonphoren oder Träger des activen Sauerstoffes und erklärte die Ozonophorie für die wesentliche Grundlage aller vital-chemischen Vorgänge.

Wenn Hoppe-Seyler schon früher für denselben Zweck den nasirenden Wasserstoff in Anspruch genommen hat, so liegt darin kein

<sup>1</sup> Altmann, *Studien über die Zelle*. Leipzig 1886.

Widerspruch gegen die von mir vertretene Ansicht. Aktiver Sauerstoff kann nascirenden Wasserstoff erzeugen und beide können dann vereint doppelseitig wirken.

Natürlich ist die Annahme der Ozonophorie nur eine auf Analogien gestützte Hypothese; dennoch leitet dieselbe den Mikrologen darauf hin, neben den Formen auch die Functionen der lebenden Elemente zu beachten, und Niemand kann wissen, ob nicht auf Grund der sich daran knüpfenden Erwägungen jetzt oder später Thatsachen finden lassen werden, welche die Wahrheit jener Hypothesen bestätigen.

Man soll den Werth der Theorie nicht überschätzen, man darf ihn aber auch nicht verkennen. Es ist nützlich, einem weiten Ziele nachzugehen und Alles zu sammeln, was man Gutes auf dem Wege findet, auch wenn man das Ziel selbst nicht erreicht. Was wir bisher erreicht haben, ist die Kenntniss, dass alles Leben sich im Granulum concentrirt; diese Thatsache muss als die Grundlage der gesamten Biologie betrachtet werden.

# Bemerkungen zu M. Heidenhain's Spannungsgesetz.

Von

**Rudolf Fick,**

a. o. Professor und Prosector der Anatomie in Leipzig.

---

Gewiss jeder Besucher der heurigen Anatomen-Versammlung in Berlin wird sich mit Freuden der eleganten, anschaulichen Demonstration des Zelltheilung-Modelles von M. Heidenhain erinnern. Diese Demonstration und überhaupt die Aufstellung des „Spannungsgesetzes“ M. Heidenhain's erweckte mit Recht das lebhafteste Interesse bei allen Histologen, bekennen sich doch bereits einige Forscher, wie Kostanecki und Reinke rückhaltlos zu M. Heidenhain's mechanischen Zelltheorien: es scheint daher nicht unpassend, in objectiver Weise zu untersuchen, ob und inwieweit der Zelltheilungsvorgang durch den Versuch an jenem Modell eine Erklärung findet. Auch Heidenhain selbst wird eine Besprechung dieser Fragen an dieser Stelle erwünscht sein, da er seinen Vortrag auf dem Congress zur Discussion stellte, aber in einer Congressdiscussion doch unmöglich Fragen zum Austrag gebracht werden können, die eine eingehende, streng mechanische Behandlung erheischen. Dabei möchte ich es nicht unterlassen von vornherein zu betonen, dass mir nichts ferner liegt, als eine persönliche Polemik gegen den von mir hochgeschätzten Würzburger Collegen, zumal ich ja aus der Zeit unserer gemeinsamen Thätigkeit in Würzburg die grosse Vollendung seiner Technik und die gewissenhafte Sorgfalt bei seinen Untersuchungen, namentlich auch bei der Ausführung der Zeichnungen, d. h. also die gediegene Grundlage seiner theoretischen Ansichten aus eigener Anschauung kenne. Ich glaubte jedoch in diesen mechanischen Fragen, als einer von denen, die sich auch sonst mit Mechanik beschäftigen, die Pflicht zu haben, in dieser Discussion das Wort zu ergreifen und zur Klärung der Fragen nach Möglichkeit beizutragen. Vor allem dünkt es mir nicht unangebracht, einmal das „Spannungsgesetz“ und die



daraus zu ziehenden Schlüsse durch möglichst einfache, nüchterne Darstellung dem allgemeinen Verständniss näher zu bringen, um so mehr als Heidenhain selbst nicht alle mechanischen Eigenschaften seines Modelles und den Grad ihrer Uebertragbarkeit auf die lebende Zelle vollkommen klargestellt hat.

Beiläufig mag bemerkt werden, dass der Name „Spannungsgesetz“ meist missbräuchlich angewandt wird: man spricht hier, wie leider so oft in der Biologie von einem „Gesetz“, wo von einem wahren „Gesetz“ nicht die Rede sein kann, sondern von einer Thatsache, bezw. von einer hypothetischen Thatsache. In unserem Fall handelt es sich um die hypothetische gleiche Länge der Centrosomenstrahlen („organischen Radien“) bei gleicher Spannung. Am einfachsten „physiologisch“ ausgedrückt: Die Centrosomenstrahlen besitzen angeblich alle die gleiche „natürliche Länge“ und dieselbe Dehnbarkeit (denselben Dehnungscoefficienten).

### Beziehungen zwischen der Lage des Kernes, des Centrosomas und des Zellmittelpunktes.

Wenn wirklich in der ruhenden Zelle ein auf einen Punkt „centirtes Radiensystem“ vorhanden wäre und alle Fäden (Strahlen) wirklich bei gleicher Länge auch gleiche Spannung hätten, dann rückte natürlich der gemeinsame Insertionspunkt aller Fäden, das Mikrocentrum, sich selbst

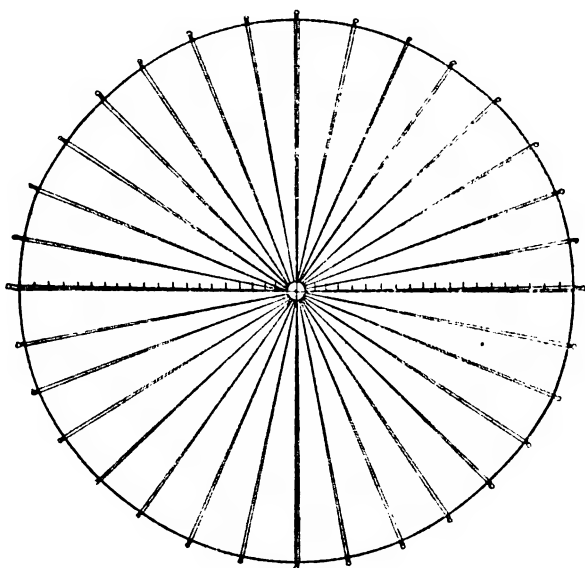


Fig. 1.

überlassen, in die Zellmitte, denn dann hätten ja alle „organischen Radien“ tatsächlich die gleiche Länge und in Folge dessen auch die gleiche Spannung, das Centrum wäre also im Gleichgewicht (Fig. 1) wie Heidenhain ganz richtig ausgeführt hat.

Wenn nun in der That ein derartig gespanntes Radiensystem in der Zelle vorhanden wäre und man noch die weitere Annahme machte, dass der Kern gleichsam als Fremdkörper zwischen den organischen Radien nach allen Seiten gleich frei verschieblich eingebettet ist, dann, aber auch nur dann ist ohne Weiteres klar, dass unter diesen Annahmen die Zellmitte, Kernmitte und das „Mikrocentrum“ auf einer geraden Linie liegen müssen (Fig. 2). Dass dem so ist, lehrt die einfache Anschauung ohne Zuhülfenahme eines neu zu benennenden organischen „Gesetzes“.

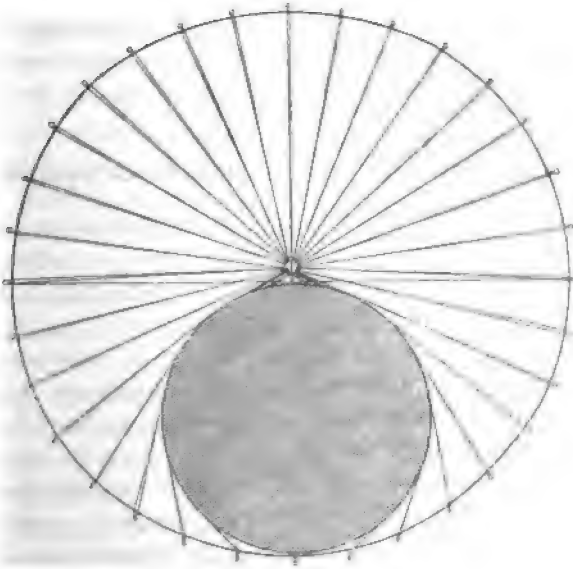


Fig. 2.

Denkt man sich nämlich den Kern in einer anderen Lage zwischen die Fäden eingeschoben, so dass Kernmitte, Zellmitte und Centrosoma nicht auf einer Geraden liegen, so zeigt ein Blick auf die (durchaus schematische) Fig. 3 (folg. S.), dass ein solcher Kern durch die ungleichmässige Fadenspannung „von selbst“, d. h. durch die elastische Kraft der stärker gedehnten Fäden in eine Gleichgewichtslage analog der Fig. 2 gedrängt würde, weil nur dann die Fäden auf beiden Seiten gleich stark ausgebogen sind.

Die Lage der 3 Hauptpunkte auf einer Geraden ist also nichts Wunderbares, sondern die selbstverständliche Folge der gemachten Annahmen.

Umgekehrt können wir sagen, wenn wirklich in allen ruhenden Zellen die Zellmitte, Centrosoma und Kernmitte auf einer

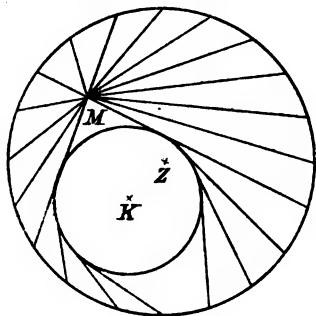


Fig. 8.

Geraden gefunden würden, dann wäre es zum mindesten sehr wahrscheinlich, dass in der That ein gespanntes Radiensystem in den Zellen vorhanden ist von „potentiell“ gleich langen elastischen Radien und dass der Kern bei ihnen nach allen Seiten gleich frei verschieblich zwischen den Radien liegt.

Sicher wäre es freilich auch dann noch nicht, denn es könnte sich ja auch aus anderen Gründen eine symmetrische Vertheilung der Zellorgane einstellen. Bei den Spinalganglienzellen fand v. Lenhossek (Nr. 35) übrigens andere Lagebeziehungen zwischen Centrosoma, Zellmitte und Kernmitte als Heidenhain bei den Leukocyten.

### Abweichungen vom geradlinigen Strahlenverlauf.

Gegen die Annahme, dass die Centrosomenstrahlen in der ruhenden Zelle immer elastisch gespannt sind, spricht aber vor allem eine That- sache, dass die Strahlen nämlich sehr oft nicht geradlinig, sondern bogen- förmig, geknickt oder wellenförmig verlaufen, oder gar einen Wirbel bilden, wie ich es z. B. bei der Samenstrahlung im befruchteten Axolotlei beobachtete. Ich drückte mich darüber<sup>1</sup> folgendermassen aus: „Beiläufig mag erwähnt werden, dass die Strahlen manchmal nicht ganz gerade ver- laufen, sondern bogenförmig, als ob sich das Centrum um sich selbst gedreht hätte, die Strahlen aber in der Peripherie befestigt gewesen wären, so dass also eine wirbelähnliche Figur entsteht“. Auch in Fig. 38 bildete ich regelmässig bogenförmig verlaufende Strahlen ab. Kostanecki bestätigt meine Beobachtung fast wörtlich indem er sagt:<sup>2</sup> „Bisweilen können sie sogar durch eine gleichmässig bogen- selbst wellenförmige Biegung, auch spiralige Krümmung eine Art Strahlenwirbel erzeugen.“ Auch Brauer, Castle, Flemming, Jordan, Korschelt, Mark, Meves, Moore, vom Rath, van der Stricht und Wilcox haben bogenförmigen Strahlen-

Uebrigens giebt auch M. Heidenhain selbst zu, dass die Strahlen oft bogenförmig verlaufen, ja von seinen Abbildungen zeigt sogar die Mehrzahl (12) mehr oder weniger deutlich gebogene, die Minderzahl (9) gerade Strahlen. In Fig. 9 der Folioabhandlung (Nr. 20), identisch mit Fig. 69 der Habilitationsschrift (Nr. 22) bildet auch Heidenhain „einen förmlichen Wirbel“ der Strahlen „um die Sphaere herum“ ab an einem Leukocyten, der sonst als eine Musterzelle zu gelten hat. Aber Heidenhain sagt trotzdem (Nr. 23, S. 503), er „glaube, dass dies nicht der Regel entspricht“. Für die Kräuselung der Strahlen auf manchen Figuren Flemming's und van der Stricht's sind vielmehr seiner „persönlichen Ueberzeugung nach in den meisten Fällen gewisse arteficielle Veränderungen der Praeparate verantwortlich zu machen.“

Es muss deshalb auffallen, dass Heidenhain auch in den „schematisirten“ ruhenden Zellen und in solchen mit Theilung des Mikrocentrums (Fig. 1, 6 und 9 der „Cytomechanischen Studien“ Nr. 23) die Strahlen bogenförmig zeichnet, obwohl diese Schemata gewiss der Regel entsprechen sollen. Heidenhain sagt nämlich speciell über das Schema Fig. 85 der Habilitationsschrift, das identisch mit Fig. 1 der „Cytomechanischen Studien“ ist: „Ich weise hier darauf hin, dass das Schema der Fig. 85, wie aus Vorstehendem schon ersichtlich ist, die feinsten Details der Zellphänomene (die „concentrischen Kreisfiguren“) erklärt, die mir jemals zu Gesicht gekommen sind; mithin glaube ich bei der Construction dieses idealen Bildes richtig vorgegangen zu sein.“ In dieser Idealfigur (Fig. 4) sind aber alle Radien bis auf einen einzigen (in der „Zellaxe“ gelegenen) in regelmässigen Curven gebogen, und zwar in der einen Zellhälfte nach der einen Seite, in der anderen nach der anderen Seite, ohne dass dafür, so viel ich sehe, eine Erklärung gegeben wird.

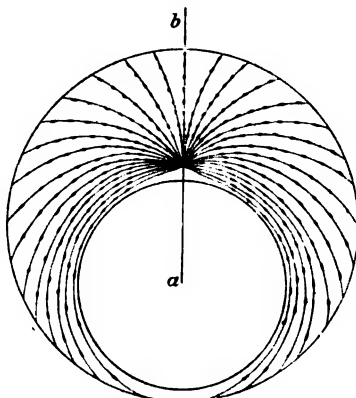


Fig. 4.

Dieser regelmässig gekrümmte bogenförmige Verlauf der Strahlen und namentlich seine Feststellung an frisch untersuchten Zellen widerspricht auf das Allerentschiedenste der Annahme einer elastischen Spannung in den Fäden, worauf auch schon Drüner und v. Erlanger aufmerksam gemacht haben. Wollte man sein Auftreten trotz vorhandener Spannung erklären, so müsste man zu sehr unwahrscheinlichen Hypothesen seine Zuflucht nehmen und etwa annehmen, die Fäden erführen durch besondere Widerstände im Zellplasma gegen ihren geradlinigen Ver-

lauf eine Ablenkung oder die Fäden seien an der Convexität ihrer Ausbiegung oder Knickung durch einen anderen Protoplasmafaden fixirt. Dann müsste übrigens in dem fixirenden Faden natürlich auch eine beträchtliche Spannung vorhanden sein, was auch wieder eine besondere Erklärung erheischte. Die regelmässigen Strahlenwirbel und -Curven, wie sie sich im befruchteten Ei und in Heidenhain's eigenen Abbildungen (namentlich Fig. 9 in Nr. 20 = Fig. 69 in Nr. 22) finden, sprechen jedoch auf das Allerbestimmteste auch gegen diese Hülfshypothese, sondern vielmehr kategorisch dafür, dass die Fäden auf solchen Stadien nicht angespannt, sondern schlaff sind und dass sich die ganze Strahlenfigur hin und her bewegen, hin und her wirbeln kann. Bei manchen Strahlenfiguren hat man direct den Eindruck, als ob die schlaffen Strahlen etwa durch eine Saftströmung in der Zelle nach einer Seite getrieben seien, wie ein vom Wind geblähtes Segel, hat ja doch E. H. Ziegler an lebenden Eiern direct lebhaftes Hin- und Herbewegungen der ganzen Spindelfiguren trotz ihrer Befestigung an der Zellhaut beobachtet.

Heidenhain scheint aber trotzdem jener Hülfshypothese von der besonderen Fixirung der Fäden an den nicht geradlinig verlaufenden Strecken das Wort reden zu wollen, indem er an der oben schon einmal citirten Stelle sagt: „Gewiss bin ich der Ueberzeugung, dass unter Umständen derartige Verhältnisse eintreten können, da auch ich selbst in stark gebogenen Curven verlaufende Zellenfäden am conservirten Object aufgefunden habe, aber ich glaube, dass dies nicht der Regel entspricht, sofern es sich um Zellenfäden handelt, die nicht etwa auf ihrem Verlaufe an verschiedenen Punkten in entsprechender Weise fixirt sind.“ —

Aus diesen Gründen könnte also auch nicht einmal durch den Nachweis, dass wirklich bei allen Zellen Centrosoma, Kernmitte und Zellmitte auf einer Geraden liegen, der Beweis für die Richtigkeit der „Spannungshypothese“ erbracht werden. Ueberdies sagt Heidenhain selbst mit Recht, dass überhaupt „nur in wenigen ruhenden Zellen vollständige centrirte Systeme vorhanden sind“; wenn also auch bei solchen Zellen der Kern excentrisch liegt, dann kann die Excentricität nicht durch die Radienspannung bedingt sein.

Endlich ist zu bedenken, dass bei Richtigkeit der Spannungshypothese

üben; die Zelle hätte also stets das Bestreben, kuglig zu werden, das allerdings durch den Druck der Nachbarzellen überwogen werden könnte, so dass die Form erhalten bliebe, doch scheint mir ein solcher bleibender ungleicher Spannungszustand sehr wenig wahrscheinlich.

### Centrosomentheilung am Modell und in der Zelle.

Weit näher als bei den ruhenden Zellen liegt aber der Vergleich mit dem Gummifadenschema bei der mitotischen Zelltheilung, denn hier ist ja **thatsächlich** ein centrirtes Radiensystem vorhanden. Heidenhain glaubt nun, dass das Auseinanderweichen der Tochtercentrosomen bis zu der Stellung im Stadium der Aequatorialplatte eine einfache Folge der elastischen Radienspannung sei.

Bei einer im Sinn der Hypothese gebauten kugeligen Zelle oder einem derselben entsprechenden Gummifadenmodell, bei dem der Knoten- oder Insertionspunkt aller Fäden in die Mitte gerückt ist, so dass alle Fäden gleich stark (auf gleiche Länge) gedehnt sind, muss, wenn der Knotenpunkt getheilt wird, ein Auseinanderweichen der „Tochtercentrosomen“ eintreten. Wohin dieselben bei ihrer Trennung rücken, das ist aber ganz verschieden, je nach der Anzahl der an dem betreffenden Tochtercentrosom haftenden Fäden.

Der einfachste und eigentlich natürlichste Fall wäre der, dass sich das Muttercentrum in so viele Tochtercentren theilte, als Radien vorhanden sind; in diesem einfachsten Fall würde sich jeder Radius vollständig auf seine natürliche Länge contrahiren können und die Tochtercentren würden also alle auf einem mit der Zellperipherie concentrischen Kreis bzw. auf einer mit ihr concentrischen Kugelschale in Ruhe kommen, falls die contrahirten Fäden keine secundäre Verschiebung erführen. Ob diese Kugelschale (d. i. der geometrische Ort für die Tochtercentrosomen nach ihrem Auseinanderweichen) nahe der Zellperipherie liegt, oder nicht, das hängt ganz von der Natur der Fäden ab und von ihrer vorherigen Spannung, d. h. von ihrer „natürlichen Länge“; sind sie sehr dehnbar und waren sie im Stadium der Fig. 1 sehr stark gespannt, dann weichen sie natürlich weiter auseinander, als wenn sie weniger dehnbar wären oder weniger angespannt waren.

Ein zweiter, weniger natürlicher Fall wäre der, dass sich das Muttercentrum halbiert und zwar gerade so, dass an jedem Tochtercentrum

nicht gegeben. Die Erklärung der Erscheinung ist folgende: Der Uebergang von Fig. 1 in Fig. 5, d. h. das Auseinanderrücken der Tochtercentren in die Stellung der Fig. 5 — der Haupteffect jener eleganten Demonstration auf der Anatomenversammlung — ist eine nothwendige Folge des Umstandes, dass sich die vorher durch die gemeinsame Verknüpfung in der Mitte angespannten Gummifäden nach ihrer Befreiung alle zu contrahiren suchen. Die neue Ruhestellung ist nun, wie Fig. 5 zeigt, eine solche, bei der tatsächlich die Summe der Fadencontractionen die der Fadendehnungen überwiegt: von den 17 Fäden auf jeder Seite sind nur 4 (Nr. 1, 2 und 16, 17) noch weiter gedehnt worden als sie schon vorher gedehnt waren, die übrigen 13 aber haben sich contrahirt und dadurch eben jene 4

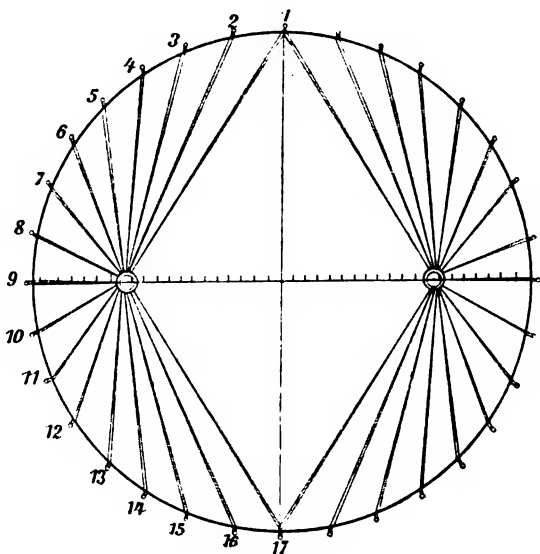


Fig. 5.

gedehnt. Es gilt der allgemeine Satz: wenn ein solches System den elastischen Kräften überlassen wird, so resultirt immer jene Stellung, bei deren Herbeiführung die elastischen Kräfte das Maximum positiver Arbeit leisten. Wollte man z. B. im Fall der Fig. 5 das Tochtercentrum noch näher an die Peripherie rücken, so würde,

An welcher Stelle in der künstlichen Zelle bzw. dem Zelldurchschnitt die Tochtercentren bei ihrem einfach elastischen Auseinanderweichen Halt machen, das hängt natürlich ganz wie beim ersten Fall (S. 91) von der Grösse der Spannung und von der Natur der Fäden, d. h. von ihrer natürlichen Länge ab und selbst wenn wir bestimmt wüssten, dass die Trennung der Tochtercentren in der lebenden Zelle ein blosses elastisches „Auseinanderschnappen“ wäre, so könnten wir jenen Ort durchaus nicht vorausbestimmen, wenn nicht die primäre Spannung und der Dehnungskoeffizient oder die Dehnungskurve der elastischen Fäden, also ihre natürliche Länge bekannt wären. Darin hat also Heidenhain Unrecht, wenn er (Nr. 23, S. 544) sagt: „Was ich nach meinen früheren Auseinandersetzungen noch zu beweisen hätte, wäre Folgendes. Ich hätte zu zeigen, dass, wenn ein in Spannung befindliches centrirtes System, welches dem Identitätsprincipe unterliegt, durch Theilung seines Centrums in zwei gleiche Hälften zerlegt wird, die Tochtercentra nach Annahme des neuen, inneren Gleichgewichtes so viel Raum zwischen sich gewähren, dass eine Spindelfigur von derjenigen relativen Grösse, wie wir sie im Monasterstadium zu finden gewohnt sind, mit Bequemlichkeit zwischen ihnen Platz hat.<sup>1</sup> Ein entsprechender Versuch ist sehr leicht an dem von mir beschriebenen Modell des centrirtes Systemes durchzuführen . . . . . es zeigt sich nun, dass die Centra von der Mitte des Apparates aus gerechnet über 60 Proc. des Weges nach der Peripherie hin zurücklegen. Mithin genügt das Spannungsgesetz in Ansehung der Wanderungen der Mikrocentren und der Einstellung der Spindelfigur . . . vollständig; ja der beschriebene Versuch ist im Sinne meiner Theorie ein „Fundamentalversuch“, und auf einen so schlagenden Erfolg hatte ich selbst nicht gerechnet.“

Dass bei seinem individuellen Schema ein so grosser „Spindelraum“ entstanden ist, beweist aber, wie bemerkt, für die lebende Zelle, selbst wenn die Identitätshypothese (gleiche natürliche Länge der Strahlen) statt einer Hypothese, eine Thatsache wäre, noch gar nichts: bei einem Schema aus starrerem Fäden würden sich die Tochtercentren natürlich weniger weit entfernen, bei stärkerer, primärer Spannung oder noch dehnbareren Fäden umgekehrt noch weiter. Ehe wir also über den Dehnungskoeffizienten der Zellradien und ihre Spannung Genaueres wissen, lässt sich, ich wiederhole es nochmals, über die Gleichgewichtsstellung der Tochtercentren nach ihrem Auseinanderweichen gar nichts aussagen, selbst wenn wir wüssten, dass es wirklich durch das Auseinanderschnappen eines elastisch gespannten Systemes zu Stande kommt. Nicht allein von der Spannung, wie Heidenhain meint, sondern vor allem von der Natur der Fäden hängt es ab, ob die Tochtercentren weit auseinander rücken oder nicht.

<sup>1</sup> Auch im Original gesperrt gedruckt.



Von vornherein zurück zu weisen ist daher auch der Versuch aus dem Gummifaden-Modell, das bezüglich der Gleichgewichtslage der Tochtercentren nur streng individuelle Verhältnisse wiedergibt, eine Theilung des mitotischen Vorganges in ein rein elastisches Auseinanderweichen der Tochtercentren und in ein darauf folgendes durch active Contraction der Polfäden anzunehmen. Viele Gründe, die namentlich von Boveri gewürdigt wurden, sprechen ja in der That für die Annahme, dass auf dem Stadium der Aequatorialplatte eine Ruhepause in der Mitose eintritt, auf die eine active Contraction der Polfäden im Sinne van Beneden's, und Boveri's folgt. So sagt (Nr. 23, S. 565) Heidenhain: „Beim Leukocyten stehen schliesslich die beiden Pole so stark excentrisch, dass nothwendig eine besondere Erregung ein physiologischer Contractionszustand der den cônes antipodes van Beneden's entsprechenden Polradien angenommen werden muss, um diese Erscheinung ursächlich zu erklären.“ Wir müssen uns aber, wie gesagt, davor hüten zu glauben, diese Annahme werde durch das Modell irgendwie bewiesen, geschweige denn erklärt.

Die Annahme der Polfadencontraction hat übrigens neuerdings heftige Gegner gefunden. So glaubt Meves in seiner neuesten Arbeit (Nr. 42, S. 21) im Gegensatz zu Heidenhain für das nachträgliche Auseinanderücken der Centrosomen entschieden die wachsende Centralspindel im Sinne Drüner's und R. Hertwig's verantwortlich machen zu dürfen.

### **Gegensätze zwischen der Centrentheilung am Modell und in der Wirklichkeit.**

Ein ähnliches Auseinanderweichen der Tochtercentren wie am Gummifadenmodell könnte natürlich nur dann eintreten, wenn die Strahlen von jeder Spindelhälfte wirklich nur bis zum Aequator der Zelle sich ansetzten; sowie die Strahlen noch über den Aequator in die andere Zellhälfte hinüberreichen, könnten die Tochtercentren bei Theilung des Muttercentrums, wie aus der obigen mechanischen Auseinandersetzung (S. 92) folgt, nicht weit auseinander rücken, weil die in der jenseitigen Zellhälfte befestigten Strahlen dabei stark gedehnt werden müssten. Der Umstand, dass solche in die andere Zellhälfte hinüberreichenden Radien (wenn die Spannungstheorie richtig wäre), ganz besonders stark gespannt wären, gespannter, als die kürzeren am Aequator befestigten Fäden, dieser Umstand hätte bei Kostanecki's mechanischen Aufstellungen in seiner neuesten Arbeit (Nr. 34) Beachtung verdient.

Gingen die Radien von jedem Tochtercentrum nicht nur wenig über den Aequator, sondern bis zum jenseitigen Pol, dann wäre natürlich ein Auseinanderrücken der Tochtercentren durch einfaches elastisches Einschnappen in eine neue Gleichgewichtslage überhaupt unmöglich, denn

dann wären auch nach der Zweitheilung des Muttercentrums die beiden Tochtercentren im Gleichgewicht, könnten also nur durch active, nicht elastische Fadencontraction oder andere Kräfte zum Auseinanderrücken gebracht werden. Das wäre der Fall, wenn sich bei der Theilung des Muttercentrums früheren Auffassungen entsprechend auch jeder Strahl theilte.

Wir sehen nun aber thatsächlich bei der Centrosomenteilung sehr häufig eine Ueberkreuzung der Strahlen im Aequator. Das zeigen meine Praeparate von der Axolotlbefruchtung<sup>1</sup> ganz deutlich, ebenso die Angaben bezw. Abbildungen von Brauer, Braus, Korschelt, Kostanecki, Mathews, Oscar Meyer, Sobotta, van der Stricht und Wilson.

Ueberdies zeigen die erwähnten Abbildungen und die Arbeiten von Vejdowsky, Kostanecki und überhaupt fast alle neueren Untersuchungen über die Befruchtung, dass sich der Samenstern zu einer Zeit theilt, wo die Strahlen sicher noch nicht die Oberfläche erreicht haben. Es wäre nun nicht ungereimt, anzunehmen, dass sich die Fäden trotzdem in gespanntem Zustand befänden, indem sie ihren Halt durch eine Verknüpfung mit dem Netz- oder Wabenwerk der Eizelle fänden; aber dabei könnte unmöglich eine so gleichmässige, absolut symmetrische Spannungsvertheilung in dem System auftreten, dass daraus ein geradliniges Auseinanderrücken der Tochtercentren resultiren könnte, um so mehr als die Theilung des Samencentrums an ganz beliebiger Stelle im Ei stattfinden kann. Dass aber die Theilung des Samensternes trotz des gleichen mikroskopischen Bildes nach anderen „Gesetzen“ vor sich gehen sollte, wie die Theilung anderer Sphären, das dürfte doch sehr unwahrscheinlich sein.

Durch diese beiden Thatsachen (äquatoriale Strahlenkreuzung und Centrumtheilung vor Eintritt der Wandanheftung der Strahlen) ist aber der unumstössliche Beweis erbracht, dass das Auseinanderweichen der Centrosomen nicht durch elastische Zusammenziehung vorher gedehnter Zellradien im Sinne M. Heidenhain's geschieht, dass somit gerade das bestechendste Schauspiel bei jener eleganten Demonstration auf dem Anatomencongress ein ganz anderer mechanischer Vorgang ist, wie das wirkliche Auseinanderrücken der Tochtercentrosomen!

Gerade die Befruchtungsvorgänge scheinen mir übrigens zur Prüfung derartiger histologischer Hypothesen ganz besonders geeignet, weil die auftretenden Strahlungen so enorm gross und deutlich sind. Auch die Ansicht Heidenhain's von der Selbstständigkeit der Strahlen gegenüber den übrigen Zellfäden, d. h. ihrem ungetheilten Verlauf vom Centrosom zur Zelloberfläche scheint mir durch alle neueren Untersuchungen der Befruchtungsvorgänge und der Eistruetur widerlegt zu werden, denn selbst

<sup>1</sup> R. Fick, a. a. O. Figg. 32 und 42.

<sup>2</sup> Derselbe, a. a. O. Fig. 32.

Kostanecki und Reinke, begeisterte Anhänger der Spannungshypothese, nehmen ein netzförmiges Fadengerüst oder eine Pseudo-Wabenstructur in der Eizelle an, in die sich die Strahlen direct fortsetzen. Auch die transatlantischen Autoren: Wilson und Mathews, sowie Katharine Foot haben die Strahlen direct in die Wabenwände bezw. Netzbalken verfolgt und v. Erlanger hat durch zahlreiche Photogramme die Wabenstructur der Eizelle mit ihren Strahlungen objectiv zu beweisen unternommen.

### **Strahlendehnung durch den interflar eingeschobenen Kern und deren Folgen für die Theilungsrichtung der Centrosomen.**

Der oben (S. 104) entwickelte Satz, dass das elastische System bei einer Gleichgewichtsstörung in diejenige Stellung übergeht, bei deren Herbeiführung die elastischen Kräfte das Maximum positiver Arbeit leisten, gilt natürlich nicht nur für den Fall, dass die Radien vor der Theilung alle gleich lang und gleich stark gedehnt sind (das Muttercentrosom also in der Zellmitte steht), sondern auch für den Fall, dass ein Fremdkörper (Kern) an irgend einer Stelle zwischen die Fäden hineingeschoben ist. Wohin die Tochtercentren auseinander weichen ist aber auch hier natürlich durchaus abhängig davon, in welcher Weise sich das Muttercentrum theilt. Wenn Heidenhain auf dem Congress behauptete (Nr. 25, S. 72): „Zunächst konte ich unter Zugrundelegung des Spannungsgesetzes mit mathematischer<sup>1</sup> Sicherheit berechnen, dass die Axe der Theilungsrichtung des Mikrocentrums im Anfange der Mitose, das ist die Axe der jungen Spindelfigur senkrecht über der Axe der ruhenden Zelle stehen muss<sup>2</sup>“, so kann das nicht zugegeben werden.

Es ist ohne Weiteres durch die blosse Anschauung der Fig. 6 (S. 110) klar, dass die über den Kern weg gedehnten Fäden ( $GO-AO$  bez.  $N^1O-AO$ ) stärker am Centrum ziehen als alle anderen, und wir müssten es durchaus natürlich finden, dass sich diese stark gespannten Fäden an ihrer Ansatzstelle vom Centralkörper (eventuell unter Mitnahme eines dazu gehörigen Stückes desselben) losrissen und über die Kernoberfläche hingleitend sich zusammenzögen.

Denkt man sich das Fadenmodell nicht nur für einen Zelldurchschnitt, sondern für die ganze Zellkugel ausgeführt, dann ist natürlich auch hier (vergl. S. 103) gar kein Grund einzusehen, warum sich das Centrum gerade

leicht ein ring- oder scheibenförmiges Auseinanderweichen der Ansatzstelle aller über den Kern gehenden Fäden und eine Abschnürung dieses Ringes von dem Theil des Muttercentrums, an dem sich alle übrigen, (nicht über den Kern gespannten Radien) festsetzen, zu erwarten. Eine Zweitheilung wird durch die vermehrte Fadenspannung in Folge der Kerneinschiebung nicht erklärt, sie kann nur durch selbstständige innere Theilungsvorgänge im Muttercentrum hervorgebracht werden. (Auch Heidenhain gab in der Discussion auf dem Anatomencongress zu: „wie die Natur diese Zweitheilung bewerkstelligt“ könne er „nicht nachrechnen.“) Störungen in der „normalen“ Zweitheilung führen natürlich zu „irregulären“, zu „multipolaren“ Theilungen, die sich gewiss auch am Modell bei entsprechender Einrichtung den in der Natur vorkommenden ähnlich gestalten liessen.

Ein derartig ring- oder scheibenförmig sich auseinanderziehendes Centrosom würde von der Seite gesehen natürlich stäbchenförmig erscheinen, wie ich es beim Axolotl beschrieben habe.<sup>1</sup> Auch Henneguy, Zimmermann, van der Stricht, Sobotta und v. Erlanger haben scheibenförmige bzw. stäbchenförmige Centrosomen beobachtet, ja Kostanecki giebt in seiner neuesten Arbeit (Nr. 34) direct an, dass während der Metakinese die Centrosomen durch den Zug der am Aequator befestigten Strahlen zu kleinen Scheibchen ausgezogen würden. Die Abbildungen Kostanecki's scheinen allerdings seiner Erklärung, wie ich hier nicht näher ausführen kann, direct zu widersprechen, ganz abgesehen davon, dass seine Erklärung auf die Befunde der anderen genannten Autoren erst recht nicht passt. Ueberhaupt darf man nicht so weit gehen, wie Kostanecki es in seiner letzten Arbeit zu thun scheint, dass man auf die Spannungshypothese als eine Thatsache bauend jeden längeren Strahl sofort als einen stärker gedehnten betrachtet, ohne den geringsten Beweis dafür zu besitzen, dass die grössere Länge nicht etwa durch stärkeres Wachsthum bedingt ist.

Macht man aber noch die Annahme, dass das Muttercentrum für eine Zweitheilung praedisponirt sei, dann kann man eine bestimmte Theilungsrichtung des gespannten Systems für die wahrscheinlichere halten, weil in ihr die Spannung am grössten ist; das ist nun aber keineswegs die von Heidenhain „mit mathematischer Sicherheit berechnete“, sondern eine andere, wie ein Blick auf Fig. 6 zeigt. Jeder sieht sofort, dass in dem auf Fig. 6 dargestellten Modell an dem Centrum O durch die Radien nicht in allen Richtungen gleich stark gezogen wird, denn in der Richtung der Tangente HO und M'O zieht nicht nur der Radius HO bzw. M'O, sondern auch die Radien von G, F, E etc. bis A bzw. M<sup>1</sup>, N<sup>1</sup> etc. bis A ziehen in der gleichen Richtung und zwar nicht mit der gewöhnlichen Kraft der übrigen

<sup>1</sup> R. Fick Nr. 15, S. 583 u. Fig. 42.



Strecke  $b$  die senkrecht auf jene Tangente wirkende Componente. In gleicher Weise lassen sich auch die Kräfte von  $KO$ ,  $LO$  bis  $QO$  zerlegen. Erst aus der Zugkraft des Radius  $RO$  und auf der anderen Seite des Radius  $C^1O$ , lässt sich keine in der Richtung der Tangente wirkende Componente mehr gewinnen, weil sie senkrecht auf den Tangenten ( $HO$  bzw.  $M^1O$ ) stehen. Die Zugkräfte dieser übrig bleibenden Strahlen  $R$ ,  $S$ ,  $A^1$ ,  $B^1$  und  $C^1$  lassen sich aber bequem zu einer gemeinsamen Resultante in der Richtung des Radius  $A^1$  vereinigen; das ist die einfachste und einzig mögliche Zerlegung in die „grösstmöglichen Resultanten“. Fig. 8 zeigt die Richtung dieser drei „grösstmöglichen Resultanten“.

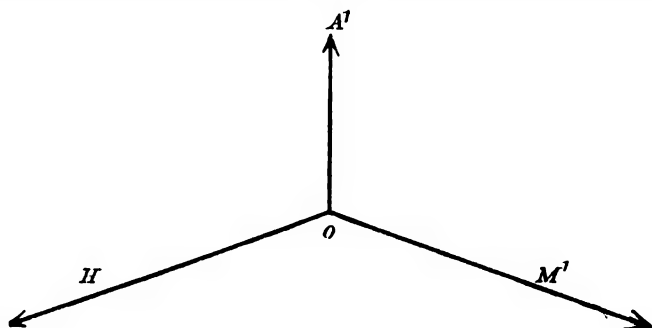


Fig. 8.

Von diesen drei grösstmöglichen Resultanten sind die in der Richtung der Tangenten  $OH$  und  $OM^1$  gleich gross und erheblich grösser als die Polarresultante in der Richtung  $OA^1$ . Diese Grössenbeziehung ist in der Fig. 8 durch die willkürlich gewählte, verschiedene Grösse der Pfeile angedeutet. Die beiden grössten Resultanten wirken also nicht, wie Heidenhain bewiesen zu haben glaubt, „paratangential“ in der Richtung  $OK$  bzw.  $OK^1$ , sondern in der Richtung  $OH$  und  $OM^1$ ; in dieser Richtung würde also auch ein Auseinanderweichen der beiden Tochtercentren (wenn einmal eine Zweitheilung des Centrums eingetreten ist) am wahrscheinlichsten sein. Diese Betrachtung gilt natürlich für alle durch die „Zellaxe“ gelegten Ebenen in gleicher Weise. Die Frage, in welcher dieser Ebenen die Theilung eintreten würde, kann auch Heidenhain mit dem „Spannungsgesetz“ nicht lösen (Nr. 23, S. 542). Dass es dem Zufall überlassen sein sollte, dürfen wir übrigens wohl nicht annehmen.

Bei dieser Gelegenheit mag auch der seit einiger Zeit sich immer mehr einbürgernde Ausdruck „paratangential“ eine energische Zurückweisung erfahren. Der Ausdruck „paratangential“, d. h. also „parallel zu einer Tangente“, sagt über die Stellung eines Gebildes einfach gar nichts aus, denn es giebt unendlich viele Tangenten an die Kern- oder Zelloberfläche; „paratangential“ ist also auch jeder Radius. Es ist daher stets hinzu-

zufügen, in der Richtung welcher Tangente das betr. Gebilde liegt oder z. B. die Trennung des Centrosomas erfolgt.

Die von uns gefundene, schräg zur „Zellaxe“ verlaufende Richtung der beiden grössten Resultanten könnte einen Enthusiasten für die Spannungshypothese leicht veranlassen zu behaupten, dadurch werde das Hingleiten der Tochtercentren an der Kernoberfläche nach den beiden Kernpolen erklärt. Für das Auseinanderweichen der Tochtercentren kann aber die vermehrte Fadenspannung durch die Kerneinschiebung bzw. -Blähung nicht von Einfluss sein, weil sich ja in diesem Stadium die Kernmembran gerade auflöst, der Kernwiderstand also wegfällt, wie Heidenhain in seiner neuen Arbeit zugeben muss. In der grossen Abhandlung S. 506, Abs. 34 sagte Heidenhain darüber Folgendes: „Diese Dehnung kommt wahrscheinlich grossen Theils dadurch zu Stande, dass der Kern am Ende der Mitose, nachdem er sich schon mit einer Membran umkleidet hat, nun plötzlich stark an Volumen wächst. Bei dieser Gelegenheit werden die Zellenfäden zum wenigsten teilweise gedehnt, und das Mitom geräth in einen Zustand innerer Spannung, welcher während der Zellenruhe sich für die Dauer erhält. Oder mit anderen Worten: Während der Zellenruhe ist innerhalb des Mitoms jeder Zeit eine gewisse Summe potentieller (Spann-)Kräfte enthalten, welche sich, wie ich weiter unten noch auseinander setzen werde, erst während der nächsten Mitose wiederum in kinetische Energie umsetzen.“<sup>1</sup> Die angekündigte Auseinandersetzung (S. 714) lautet: „Mit anderen Worten: da im Verlaufe des mitotischen Processes der blasenförmige Kern als besonderer Grund der Dehnung gewisser Systeme der Zellfäden fortfällt, so ist die Ausgleichung der ursprünglich im Mitom herrschenden Spannungsverhältnisse wohl als die nächste Ursache der Wanderungen der Tochtermikrocentren sowie der gesetzmässigen Stellung der Spindelfigur anzusehen (vgl. Abs. 34).“ In der neuen Abhandlung sagt er S. 532: „Diese Spannkkräfte der ruhenden Zelle, welche nachmals für die Mitose Verwendung finden, werden nach meinen Voraussetzungen in mehrfacher Weise activirt. Erstlich einmal wird, worauf ich nach neueren Ueberlegungen für die in Theilung begriffene Zelle nicht mehr so grossen Nachdruck legen will wie früher, durch den Fortfall der Kernmembran während der Mitose die specifische Ursache der Dehnung gewisser Systeme der Radiärfäden aufgehoben und so ist hierdurch eine Um-

Der in diesen Sätzen mehrfach mit Betonung wiederkehrende Ausdruck: „Umsetzung potentieller in kinetische Energie“ könnte zu der missverständlichen Vorstellung Veranlassung geben, als finde durch diesen Vorgang eine wichtige mitotische Phase ihre Erklärung, während selbstverständlich nichts anderes vorliegt, als dass bei Auflösung der Kernmembran die vorher ausgebogenen Fäden im Sinne der Theorie nun in die gerade gestreckte Lage übergehen müssten; diese Bewegung wäre es, bei der die durch die Kernblähung entstandene „potentielle Energie“ (vulgo Faden-spannung) in „kinetische Energie“, d. h. in Fadenbewegung sich verwandelte.

Durch die vorausgegangene mechanische Auseinandersetzung wird der Beweis erbracht, dass die Angabe Heidenhain's auf dem Congress, er habe mit „mathematischer Sicherheit berechnet, dass die Axe der Theilungsrichtung des Mikrocentrums im Anfang der Mitose, d. i. die Axe der jungen Spindelfigur senkrecht über der Axe der ruhenden Zelle stehen muss“, unhaltbar ist. Dieser Beweis könnte durch eine Veröffentlichung der letzten Tage eigentlich fast überflüssig erscheinen.

Meves giebt nämlich in seiner neuesten Arbeit (Nr. 42, S. 44) an, dass die Verbindungslinie der eben getheilten Centrosomen nicht senkrecht zur Zellenaxe steht, sondern umgekehrt in ihr selbst liegen kann. Wenn sich diese Beobachtung bestätigt, dann wäre natürlich der strikte Beweis dafür erbracht, dass sich auch die Theilungsrichtung bei der Centrosomentheilung nicht im Sinne der bisherigen Ausführungen Heidenhain's durch das „Spannungsgesetz“ erklären lässt, denn die Theilung erfolgte in den Fällen von Meves nicht in der Richtung des grössten Zuges der hypothetisch gespannten Radien. Nach diesen Befunden von Meves scheinen mir übrigens auch Heidenhain's eigene Angaben über Abweichungen von der senkrecht zur Zellaxe erfolgenden Centrentheilung (Nr. 23, S. 535) trotz seiner Deutung sich nicht recht mit dem Spannungsgesetz zu vertragen.

Uebrigens hebt Meves dem Spannungsgesetz Heidenhain's gegenüber hervor, dass nach der Centrentheilung ein Wachsthum der Strahlen auftritt; — beim Modell tritt, wie wir sehen, an den meisten Strahlen eine Zusammenziehung ein.

Auch hinsichtlich der Telokinese widerspricht Meves den Ansichten Heidenhain's und schliesst sich der Kritik Prenant's<sup>1</sup> an, der sagt: „Heidenhain bringe zur Stütze der von ihm behaupteten Centrosomwanderung nicht eine einzige positive Thatsache vor und der von ihm

<sup>1</sup> Prenant, l. sub Nr. 47 cit. H. n'apporte aucun fait positif à l'appui de la migration, et le mécanisme qu'il suppose n'a aucune base objective et n'est représenté que par les flèches qui indiquent dans ses schémas le sens de la migration.

Archiv f. A. u. Ph. 1897. Anat. Abthlg.



behauptete Mechanismus habe keine objective Grundlage, er werde durch nichts vertreten als durch die Pfeile, die in seinen Schemas die Richtung der Wanderung anzeigten.“

Ueber die Stichhaltigkeit dieser Einwände gegen die positiven Unterlagen der Theorien Heidenhain's ist uns natürlich kein abschliessendes Urtheil möglich, ehe Heidenhain selber sich über diese Angriffe ausgesprochen hat, um so weniger, als diese Aussprache demnächst zu erwarten ist, da Heidenhain in der Polemik gegen G. Niessing (Nr. 24, November 1895, S. 415 u. f.) sagt: „Ich habe für heute nicht die Absicht, mit dem neuen Autor in eine materielle Discussion einzutreten; ich werde überhaupt in nächster Zeit mich nicht in den Gang der neuerdings auf dem Gebiete der Zellenlehre entstandenen Polemik einmischen, sondern ich werde die weitere Entwicklung der Litteratur noch etwa auf ein Jahr hinaus abwarten, um dann erst an der Hand neuer und alter Untersuchungen eine ausführliche Besprechung der inzwischen erschienenen Schriften folgen zu lassen. Zu diesem Entschlusse bin ich aus dem Grunde gekommen, weil in neueren Schriften die Uebereinstimmungen mit den von mir gegebenen Darstellungen sich zu mehren beginnen (Arbeiten von Prenant, Reinke, Meves, von Kostanecki, von Siedlecki, auch vom Rath).“

### Lage des Centrosomas nach Einschiebung des Kernes.

Zwischen Drüner und Heidenhain hat sich auch über die Lage des Mikrocentrums zur Kernoberfläche eine Polemik erhoben. Drüner meint durch die stärkere Anspannung der den Kern umziehenden, durch ihn ausgebogenen Fäden müsste das Centrosoma unter allen Umständen zum Kern hingezogen werden, das Centrosoma könne also z. B. nicht in der Zellmitte stehen bleiben, wenn die Kernoberfläche nicht die Zellmitte erreiche (vergl. Fig. 2). Heidenhain giebt diesem Einwand eigentlich Recht, indem er (Nr. 23, S. 522) sagt: „Es ist ganz selbstverständlich, dass ich mir ebenso wie Drüner gesagt habe, dass die über den Kern hinweg gedehnten Fäden, wenn  $d$  (Kerndurchmesser) viel kleiner ist als  $\frac{D}{2}$  (Zellradius), das Mikrocentrum um etwas über die Zellenmitte hinaus gegen den Kern herabziehen müssen. Bei genauerer Ueberlegung habe

meiner Darstellung völlig überlassen. Es lohnt nicht, eine wissenschaftliche Arbeit mit theoretischem Detail zu überladen, wenn dabei nichts heraus kommt: das hiesse leeres Stroh dreschen.“

Die Sache liegt aber anders.

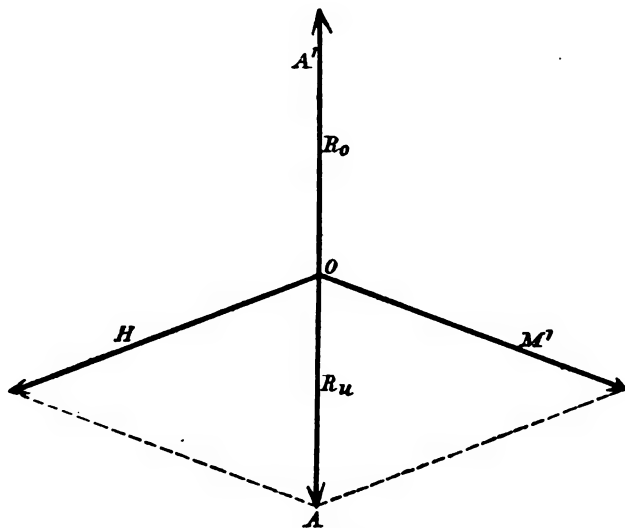


Fig. 9.

Es ist nämlich keineswegs „selbstverständlich“, wie Heidenhain sagt, dass das Centrosoma durch die Kerneinschiebung nach der Kernoberfläche herabgezogen werden muss, sondern vom mechanischen Standpunkt aus ist man eher berechtigt, das Gegenteil zu erwarten. Die oben (S. 111) durchgeführte Vereinigung der gesamten Fadenzugkräfte auf drei „möglichst grosse Resultanten“ ist noch nicht die letztmögliche Vereinigung, sondern die beiden Kräfte in der Richtung  $OH$  und  $OM'$  lassen sich natürlich (vergl. Fig. 9) noch zu einer gemeinsamen Resultante ( $R_u$ ) in der Richtung  $OA$  vereinigen, die auf das Mikrocentrum herabziehend wirkt. Ob diese Resultante grösser oder kleiner oder gleich gross ist wie die entgegengesetzt gerichtete (in der Richtung  $OA'$  wirkende) Resultante  $R_o$  (vergl. auch S. 99), das ist ohne Kenntniss der absoluten Grösse der Fadenspannung, also der Natur der Fäden, gar nicht zu sagen.

Wahrscheinlicher ist es jedoch, dass sie, wenn der Kern nicht besonders klein ist, der nach oben gerichteten Resultante an Grösse unterliegt, weil die beiden Tangential-Resultanten zwar sehr kräftig sind, aber einen grossen Winkel mit einander einschliessen, so dass also die Diagonale ( $R_u$ ) des zugehörigen Kräfteparallelogrammes relativ klein ist, während die einzelnen Zugkräfte der Fäden  $R, S$  bis  $C'$  (Fig. 6, S. 110) zwar absolut kleiner

sind als die beiden Tangentialkräfte aber mit ihrer Resultante (in der Richtung OA! vergl. S. 111) bedeutend kleinere Winkel bilden, so dass also diese letztere die nach unten wirkende Resultante ( $R_u$ ) wahrscheinlich auch an absoluter Grösse übertreffen wird.

In dem Schema Heidenhain's (Nr. 23, Fig. B), wo der Zellradius = 19,5  $\mu$ , der Kerndurchmesser = 15  $\mu$  ist, scheinen jene beiden Kräfte allerdings einander gleich zu sein, denn Heidenhain sagt (l. c. S. 525): „Im Einzelnen war das Resultat (nach der Kerneinschiebung) wechselnd; entweder blieb das Centrum gänzlich in der Mitte stehen, oder es fand eine geringe Verschiebung gegen den Kern hin statt, welche gerade noch merklich sein konnte oder bis zu einigen Millimetern betrug. Die Drüner'schen Einwände sind also schlagend widerlegt.“ Eine bei der Kerneinschiebung im umgekehrten Sinne (nach oben vom Kern) auftretende Verschiebung des Centrums (l. c. Schema C) hält Heidenhain für die Wirkung eines fehlerhaften Einlegens des Kernes. Etwas später (l. c. S. 529) theilt er mit, dass bei Einlage eines 19  $\mu$  grossen Kernes typischer, nicht fehlerhafter Weise auch das Umgekehrte eintritt, dass sich nämlich nach der Kerneinlage das Centrosom immer vom Kern über die Zellmitte hinaus nach oben entfernt. Heidenhain giebt für diese, wie er sagt „im Sinne des Spannungsgesetzes fundamentale Thatsache“ eine Erklärung, die erstens keine Erklärung ist und zweitens, wenn sie es wäre, auch auf den Fall des kleineren Kernes anzuwenden wäre, bei dem nach der Kerneinlage sich das Centrosom dem Kern eher nähern soll. Er sagt: „Wie geht dies nun zu? Betrachten wir die Sache physikalisch. Wir legen um eine Kugel einen elastischen Ring, den wir uns als eine mathematische Kreislinie vorstellen wollen; dieser Ring liegt der Oberfläche der Kugel fest an. Betrachten wir einen Punkt  $x$  des Ringes, so ist klar, dass die elastischen Kräfte an ihm nach beiden Seiten der Tangente wirken. Führen wir nun im Sinne unseres Versuches eine weitere Kraft ein, welche in  $x$  angreift und im Sinne der Kugel centrifugal wirkt, so muss der Punkt  $x$  von der Oberfläche der Kugel so weit abgehoben werden, bis jene Componenten der elastischen Kraft, welche erst durch die Abhebung selbst in centripetaler Richtung wirksam werden, in ihrer Summe die Grösse der centrifugal wirkenden Kraft erreicht haben.

In der That stimmen bezüglich der Abhebung des Mikrocentrums von der Kernoberfläche alle meine Figuren, mein früheres und hier wiedergegebenes Schema (Fig. 1), der physikalische Versuch und die mechanische Betrachtung glänzend überein“.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Auch im Original gesperrt gedruckt.

Diese Betrachtung ist vom mechanischen Standpunkt aus unhaltbar, denn die Anspannung des primären, den Kern umklammernden elastischen Ringes kann natürlich auch so gross gedacht werden, dass die secundäre, in  $x$  angreifende, centrifugal ziehende Kraft keine Abhebung zu Stande bringen kann. Das ist der Fall, wenn schon bei der geringsten, mit dem Auge überhaupt noch nicht wahrnehmbaren Abhebung des elastischen Ringes, die sich aus seiner elastischen Kraft ableitenden centripetalen Componenten jener centrifugalen Kraft Gleichgewicht halten, so dass also die Abhebung gleich Null ist. Mit anderen Worten: woher weiss denn Heidenhain, wann „jene Componenten in ihrer Summe (soll heissen „Resultante“, der Ref.) die Grösse der centrifugal wirkenden Kraft erreicht haben“, woher weiss er denn, dass das nicht sofort im ersten Beginn der Abhebung eintreten wird? Dass die centrifugalen Kräfte bei jenem Versuch am Schema C die centripetalen Kräfte überwiegen, bleibt also durch Heidenhain's Erklärung unerklärt, die Thatsache wird durch sie nur umschrieben.

Noch weniger wird dadurch erklärt, warum bei kleinem Kern eher eine Annäherung des Centrosomas an den Kern (im Sinne Drüner's), bei grossem Kern eine Entfernung eintritt. Unsere obige Betrachtung (S. 103) hingegen ist geeignet, diesen Umstand plausibel zu machen; streng beweisen, d. h. berechnen lässt sich natürlich die eintretende Wirkung nur bei genauer Kenntniss der in Betracht kommenden Zugkräfte. Aus der Anschauung (vergl. dabei Fig. 6, 8 und 9) folgt nämlich unmittelbar, dass die Tangential-(Theil-)Resultanten in der Richtung  $OH$  und  $OM^1$  um so steiler gegen den Kern stehen, d. h. einen um so kleineren Winkel mit ihrer centripetalen Resultante (in der Richtung  $OA$ ) bilden, je kleiner der Kern ist. Je kleiner aber dieser Winkel ist, um so grösser ist die (End-)Resultante im Vergleich zu den sie zusammensetzenden Kräften. Man sieht also, die auf S. 103 von uns gemachte Annahme passt besser auf grosse Kerne als auf kleine. Bei kleinem Kern scheint in Folge der stärkeren Tangentenconvergenz die centripetale Resultante zu überwiegen, trotz der weniger starken Ausbiegung der Fäden und der geringeren Anzahl vom Kern gedehnter Fäden, bei grösserem Kern die centrifugale Resultante. Selbstverständlich erwächst uns aus diesen Betrachtungen und Versuchen auch wieder nicht die geringste Berechtigung, für die lebenden Zellradien ein Gleiches anzunehmen, ehe wir ihre natürliche Länge u. s. w. kennen.

### Einfluss des Strahlensystemes auf die Kernform.

Zunächst möchte ich hier erwähnen, dass ich bisher nirgends in den Abbildungen der Autoren, namentlich auch nicht in den neuesten sorg-

fältigen Zeichnungen Kostanecki's den Beweis dafür erbracht finde, dass der Kern wirklich zwischen den Fäden eingeklemmt liegt analog dem Kern des Modelles.

Ebenso wenig scheinen mir auch Heidenhain's eigene Figuren (z. B. Fig. 22 $\beta$ , Fig. 15 u. a. m. in Nr. 22) dafür zu sprechen, dass die Polymorphie der Leukocytenkerne durch elastische Radienspannung zu erklären ist. Heidenhain sagt (Nr. 23, S. 507): „Ich werde mit Hilfe eines einzigen Principes nicht nur die eigenthümliche Lagerungsweise des Mikrocentrums, sondern auch die Lage und Polymorphie des Kernes ursächlich erklären.“ Am gleichen Orte, S. 511, sagt er: „Als unmittelbare Folge dieser Pressung sehe ich zunächst jene kleinen Dellen oder sattelförmigen Einsenkungen der Kernmembran an, welche man so ungemein häufig in der Nähe des Mikrocentrums findet u. s. w. Stellt man sich ferner vor, dass aus beliebigen, nicht näher zu controlirenden Ursachen von allen jenen organischen Radien, welche über die Oberfläche des Kernes hinweggespannt sind, eine bestimmte Gruppe stärker wirksam wird, so steht jetzt der Kern unter ungleichmässigen Druckwirkungen.“

Durch diese ungleichen Druckwirkungen, d. h. durch Ausweichen der anderen Kerntheile von den Stellen des stärksten Druckes weg sollen alle möglichen länglichen, sack-, hufeisen- und ringförmigen Kerngestalten zu erklären sein.

Mir scheinen vor Allem, wie gesagt, die Figuren selbst gegen eine solche Annahme zu sprechen, sodann aber auch einfache mechanische Betrachtungen. Durch eine derartige Kernstreckung in bestimmter Richtung müsste nämlich eine grosse Anzahl von Fäden ganz enorm gedehnt werden, welcher Dehnung sie sich aber widersetzen, während andererseits die Fäden, die den Kern aus jenen „beliebigen nicht näher zu controlirenden Ursachen“ einschnüren konnten, dadurch sofort eine Spannungsverminderung erfahren, so dass also gerade diese „Gruppe von Fäden“ sofort weniger „wirksam“ werden muss. Es liegt daher näher, bei diesen Einschnürungen, wenn anders sie überhaupt von den Fäden abhängen, an active Contractionen der Fäden zu denken. (Vergl. auch Boveri's [Nr. 1, S. 44ff] Einwände gegen Heidenhain's Erklärung der Kernformen.)

Ich möchte es an dieser Stelle nicht unterlassen ausdrücklich hervorzuheben, dass Heidenhain's Auffassung der „Sphäre“ viel für sich hat. Heidenhain nimmt nämlich an, dass die optischen und färberischen Differenzen der „Sphäre“, d. h. der innersten Theile des Strahlensystemes nur auf dem dichteren Zusammenlaufen der Strahlen nach dem punktförmigen Centrosoma hin beruhen. Ich glaube z. B., dass man sich die färberischen Differenzen gegenüber dem übrigen Zellkörper leicht durch Veränderungen der Capillarität zwischen diesen hier so ungemein dicht

convergirenden Fäden erklären kann. In diesem Glauben bestärken mich die beiden neuesten Arbeiten Kostanecki's (Nr. 33 und 34), die wir geradezu als die „Erlösung“ aus dem Wirrwarr der Sphaerendefinitionen begrüßen und bewundern müssen.

### Gleichgewichtslage des Kernes zwischen den Fäden.

Ueber die Lage des Kernes sagt Heidenhain (Nr. 23, S. 507): „Der Kern sucht unter allen Umständen in der Richtung der grössten interfilaren Räume und des geringsten Druckes, d. h. peripheriewärts auszuweichen.“ Der letztere Ausdruck kann leicht zu der durchaus falschen Annahme verführen, in der Zellperipherie sei „der Druck“ überhaupt, d. h. der hydrostatische Druck geringer als im Innern und deshalb weiche der Kern dahin aus. Mit dem Druck hat es vielmehr folgende Bewandnis: Durch Einschiebung der Kernscheibe in das Modell werden eine Anzahl Fäden ausgebogen und dadurch stärker gespannt. Jeder Faden sucht sich von der Berührungsstelle aus geradlinig zusammenzuziehen, wie die beiden Pfeile ( $a_1$  und  $a_2$  bzw.  $b_1$  und  $b_2$ ) in Fig. 10 andeuten. Den Zugkräften  $a_1$  und  $b_1$  wird an den Befestigungsstellen in  $C$  und  $Z$  durch die entgegengesetzt gerichteten gleich grossen Kräfte  $a'_1$  und  $b'_1$  Gleichgewicht gehalten, denn wäre das nicht der Fall, so würde eben eine Zusammenziehung des Fadens, nicht eine Ausbiegung stattgefunden haben. Aus den übrig bleibenden Zugkräften  $a_2$  und  $b_2$  resultirt aber ein Druck auf den Kern in der Richtung der Resultante  $R$ . (Kräfte  $a_2$  und  $b_2$  an den Durchschnittpunkt ihrer Richtungen verlegt,  $R$  = Diagonale des Kräfteparallelogrammes.) Dieser „Seitendruck“ des gedehnten Fadens wächst natürlich mit wachsender Ausbiegung; die stärker ausgebogenen Radien drücken stärker auf den Kern als die weniger vom geraden Weg abgelenkten Fäden: z. B. der „Radius“  $CO$  drückt mehr als  $FO$  (Fig. 6), weil jene Zugkräfte  $a_2$  und  $b_2$  (der Fig. 10) sich hier in Folge stärkerer Convergenz zu einer grösseren (Druck)-Resultante vereinigen.

Von der Richtung der Druckresultante ( $R$ ) zur Zellaxe ( $CZ$  Fig. 10 oder  $OA$  Fig. 11) hängt es natürlich ab, ob der Druck jederseits auf den Kern

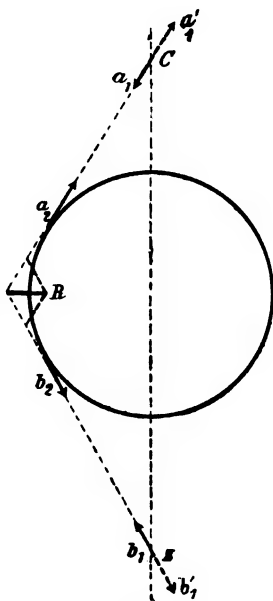


Fig. 10.

nach oben oder unten (Fig. 13  $D$ , u.  $D_1$ ) treibend wirkt, oder aber die Druckkräfte beider Seiten in horizontaler Richtung wirken (Figg. 11 u. 12).

Wie sich die Kernscheibe zwischen elastischen Fäden einstellen würde, erkennt man am besten, wenn man zunächst den einfachsten Fall betrachtet, d. h. einen Kern, der nur zwischen zwei Fäden eingeklemmt liegt, die an zwei auf entgegengesetzten Seiten des Kernes liegenden Punkten befestigt sind. Zwischen diesen Fäden (Fig. 11) stellt sich der Kern so ein, dass die beiden Befestigungspunkte und die Kernmitte auf einer Geraden liegen und dass die Kernoberfläche oder die Kernmitte von beiden Befestigungspunkten gleich weit entfernt ist, die Fäden auf der Ober- und Unterseite des Kernes also gleich stark convergiren. Dann sind die Fäden

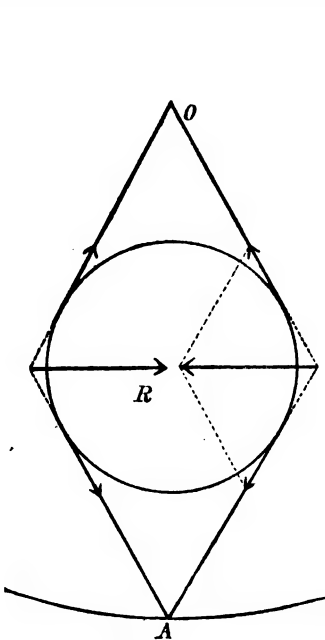


Fig. 11.

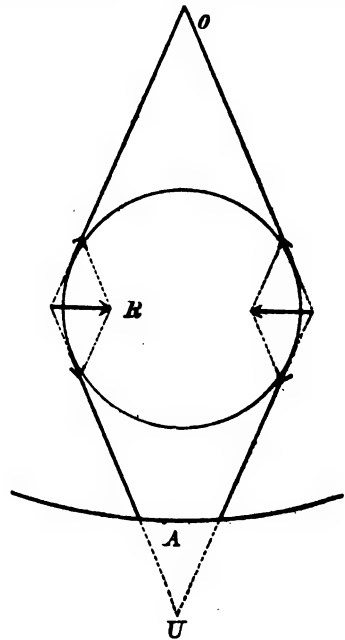


Fig. 12.

am wenigsten gedehnt und mithin am wenigsten gespannt, und nur dann ist Gleichgewicht, nur dann ist der aus der Fadenspannung jederseits resultirende Druck auf beiden Seiten gleich und entgegengesetzt gerichtet, wie Fig. 11 zeigt, und kann vom Widerstand der Kernmembran oder

Punkten der Zellwand, so gilt im Wesentlichen doch dasselbe; es besteht Gleichgewicht, wenn der Punkt, auf den die zwei unteren Fadenstücke convergiren gleich weit von der Kernoberfläche entfernt ist wie das Mikrocentrum; dann halbirt der auf der Zellaxe senkrecht stehende Kern-durchmesser den Tangentenwinkel jederseits und der aus der Faden-spannung resultirende Druck auf den Kern ist auf beiden Seiten entgegengesetzt gerichtet und gleich (Fig. 12).

Sowie die Kermitte höher hinaufgeschoben wird (über die Mitte zwischen dem oberen ( $O$ ) und unteren ( $U$ ) Convergenzpunkt der Fäden), die oberen Fäden also einen stumpferen Winkel bilden als die unteren (Fig. 13), resultirt jederseits aus der Faden-spannung ein schräg nach unten und innen gerichteter Druck ( $Dr$  und  $Dl$ ) auf den Kern, der Druck auf beiden Seiten ist gleich gross, aber nicht mehr entgegengesetzt gerichtet, die resultirenden Druckkräfte von beiden Seiten vereinigen sich vielmehr zu einer neuen den Kern nach abwärts schiebenden Resultante ( $R_s$ ). Das Umgekehrte tritt ein, wenn der Kern aus der Gleichgewichtslage in der Mitte nach unten gerückt wird, es zeigt sich dann der von Heidenhain beobachtete „Auftrieb“ des Kernes im Modell.

Convergiren die unteren Fadentheile überhaupt nicht mehr, wie bei den Fäden  $D, E, F, G$  bzw.  $Q^1$  bis  $N^1$  in Fig. 6 dann kann der

Kern auch nicht mehr von einem solchen Fadenpaar allein im Gleichgewicht gehalten werden, da bei diesen Fäden die Druckresultanten beider Seiten unter keinen Umständen (wie der Kern auch zwischen ihnen liegen mag), gleichgross und entgegengesetzt gerichtet sein können, sondern immer schräg abwärts einwärts gerichtet sind.

Dadurch findet die Angabe Heidenhain's ihre Erklärung, dass je grösser der Kern ist, um so kleiner der Auftrieb sei und dass umgekehrt, je kleiner der Kern ist, um so grösser der Auftrieb ist. Am meisten Auftrieb muss ein Kern zeigen (vergl. Fig. 14), der nur die beiden, lediglich an zwei Punkten befestigten, innersten (Halb)-Fäden ( $AO$  Fig. 14 auf folg. S.) auseinanderpreizt, nicht auch noch  $BO$  und  $S^1O$  geschweige denn  $CO$  und  $R^1O$ . Wenn ein solcher Kern bis zur Zellwand hinunter gedrückt und dann losgelassen würde, stiege sein Mittelpunkt bis zur Mitte ( $M$ )

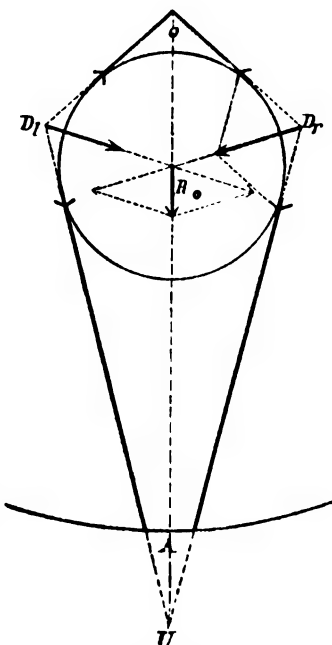


Fig. 13.



zwischen Mikrocentrum und Zellwand auf, dann erst wäre er nach der obigen mechanischen Betrachtung im Gleichgewicht.

Ist der Kern aber grösser, sodass er mehr Radien auseinanderpreizt, dann ist er nicht mehr in der Mitte zwischen den beiden Convergenzpunkten der innersten Fäden im Gleichgewicht, denn schon die ersten Nachbarfäden ( $B$  u.  $S^1$  in Fig. 14) drücken dann auf den Kern nach abwärts, weil sie dorthin weniger stark convergiren als nach oben (vergl. das Fadenpaar in Fig. 13). Dadurch würde der Kern etwas nach abwärts gedrängt, wogegen aber das innerste Fadenpaar mit einem Druck nach oben reagirt. Auf diese Weise nimmt der Kern eine neue Gleichgewichtslage an. Analog bei Ausbiegung von einer noch grösseren Anzahl von Radien. Wenn die Spannung und natürliche Länge der Fäden bekannt ist, lässt sich auf Grund dieser Constructionen (S. 107 u. ff.) für jede Kerngrösse die Gleichgewichtslage berechnen.

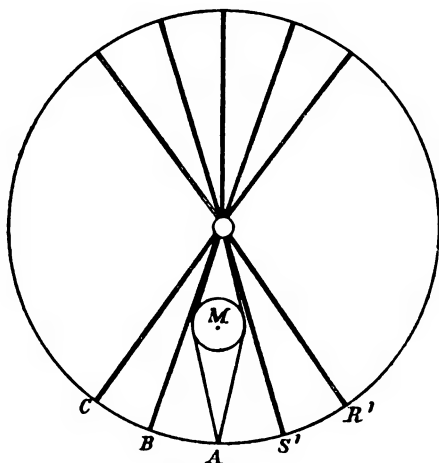


Fig. 14.

bar, dass der Kern entweder nach oben oder nach unten (Fig. 13) getrieben wird. Am einfachsten liegt der Fall, wenn der Faden jederseits überhaupt nur über oder unter dem Aequator anliegt, denn dann kann er selbstverständlich den Kern nur herunter, bzw. hinauf drücken. Bei Gleichheit der beiden Strecken (Figg. 11 und 12) ist der Kern im Gleichgewicht. Anders aber bei einem Kern zwischen mehreren Fäden: der kann im Gleichgewicht sein wenn die sub- und supraequatorialen Strecken bei manchen Fäden ungleich sind wie in Fig. 6 bei den Fäden  $C$  und  $D$ , bzw.  $R^1$  und  $Q^1$ . In diesem Falle ist man auf die oben besprochene Construction der verschiedenen End-Resultanten jedes Fadenpaares und ihre

Heidenhain hat versucht, den Auftrieb aus der verschiedenen Grösse der dem Kern oberhalb und unterhalb des Kern-Aequators anliegenden Fadenstrecken zu erklären, wobei er freilich zu dem Schluss kommt: „die schliessliche Gleichgewichtslage zu berechnen, bin ich nicht im Stande“.

Wie die obigen Betrachtungen zeigen, ist diese Erklärung Heidenhain's aber nur für die Einspannung zwischen ein einziges Fadenpaar ausreichend; da folgt aus der verschiedenen Grösse der dem Kern über und unter dem Aequator anliegenden Fadenstrecken unmittel-

arithmetische Summirung angewiesen; diese Construction ist für alle Fälle, d. h. allgemein gültig.

Aus dem Schema und obigen Auseinandersetzungen folgt jedesfalls der Satz: wenn die Zellradien wirklich elastische Fäden von „potentiell gleicher Länge“ darstellen und der Kern ein frei zwischen ihnen bewegliches Gebilde ist, dann muss die Beobachtung ergeben, dass der Kern nur in Zellen ohne Strahlung oder in solchen mit getheilter Strahlung central liegen kann, und dass er, sowie in diesen Zellen sich eine unpaare Strahlung ausbildet, durch sie peripheriewärts gedrängt wird. Wird einmal der Kern annähernd central gefunden, trotz in der Zelle vorhandener unpaaren Strahlung, so muss das „Spannungsgesetz“ oder das „Identitätsprincip“ falsch bzw. nicht allgemein gültig und durch mächtigere Einflüsse in der Zelle überwindbar sein; wenn die Strahlen hingegen nicht immer gespannt sind und nicht die gleiche „natürliche Länge“ besitzen, dann kann der Kern natürlich auch central in der Zelle liegen.

Keineswegs sind wir übrigens zu dem umgekehrten Schluss berechtigt, d. h. wir können nicht sagen, wenn wirklich der Kern in Zellen mit unpaarer Strahlung immer peripher liegt, dann ist Heidenhain's Theorie richtig, denn man könnte sich ja auch vorstellen, der Kern werde durch das Wachsthum der auf ihn stossenden Strahlen u. s. w. fortgeschoben, was den Angaben Drüner's und R. Hertwig's für die Centralspindel entspräche.

### Die „Zelltheilung am Modell“.

Wir kommen zum letzten effectvollen Act jener Demonstration am Spannungsmodell, der Nachahmung der Zelltheilung: Dass unter den gegebenen Bedingungen (d. h. den ursprünglich gleich langen und gleich stark gedehnten Radien und der Anbringung von Scharnieren in der Mitte des die Zellwand darstellenden elastischen Stahlreifens) nach der Centrentheilung auch eine Theilung des ganzen Modelles (Fig. 15) in die durch die Scharniere vorgebildeten zwei selbstständigen Hälften, die der Theilung der ganzen Zelle entspricht, eintritt, ist wiederum selbstverständlich. Aber selbst bei Annahme der Spannungshypothese für die lebende Zelle folgt aus dem Vorgang am Modell noch nicht, dass auch die Zellmembran in der Mitte eine vollständige Durchschnürung durch die Fadenspannung erfahren müsste, denn durch die Anbringung der Scharniere ist ja bei dem Modell diese Stelle für die Durchschnürung praedisponirt. Im Modell ist an dieser Stelle ein „locus minoris resistentiae“ gegeben, ganz abgesehen davon, dass die Herstellung des Modelles aus zwei (durch Scharniere verbundenen) Stahl-

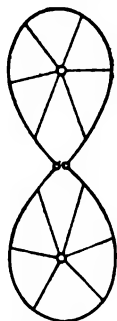


Fig. 15.

reifen, deren jeder für sich das Bestreben hat, sich gerade zu strecken, der Zellmembran, möchte ich sagen, möglichst wenig entspricht.

Mechanisch ganz unrichtig sind die von Heidenhain diesem Einwand gegenüber in einem, „späteren Zusatz“ zu den Congressverhandlungen gemachten Angaben. Heidenhain will mit dem Zusatz „ein für die Betrachtung ausschlaggebendes Moment“ noch nachträglich hinzufügen, in der Hoffnung, „dass hierdurch eine wesentliche Klärung der Sachlage herbeigeführt wird“; er sagt darin (Nr. 25, S. 79) Folgendes:

„Demontirt man den Apparat vollkommen, d. h. nimmt man die Gummifäden herab und löst die Feststellung der Scharniere, so klappen diese, da sie nach beiden Seiten beweglich sind, mit Gewalt nach aussen hin um (Fig. 16). Der Apparat besteht

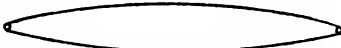


Fig. 16.

ja im Wesentlichen aus zwei gleich grossen Stahlschienen, welche an ihren beiden Enden durch die Scharniere verbunden sind. Die Schienen haben aber immer das Bestreben, die geringste Krümmung sich anzueignen; sie würden also am demontirten Apparat nach Lösung der Scharniere sich strecken und einander gewiss nahezu parallel liegen, wenn nicht an der Innenseite der Scharniere ein paar Schraubenköpfe hervorragten, welche, indem sie auf einander stossen, die vollkommene Streckung der Schienen verhindern. Gerade innerhalb desjenigen Durchmessers, in welchem die Scharniere liegen, ist also eine maximale Kraft nöthig, um den Apparat zusammenzupressen; in jedem anderen Durchmesser ist die erforderliche Kraft geringer.<sup>1</sup> Wenn nun der Apparat bei unserem Versuche sich dennoch gerade innerhalb dieses Durchmessers, in welchem die Scharniere liegen, durchschnürt, so ist a fortiori bewiesen, was zu beweisen war, dass nämlich das Spannungsgesetz eventuell für sich allein genügen würde, um den Zellenleib zur Durchtheilung zu bringen.“<sup>2</sup>

Diese Anschauung ist eine völlig irrite. Nicht eine maximale, sondern gerade die minimale Kraft ist erforderlich, um die Schienenenden an der Scharnierstelle einander zu nähern, aus dem sehr einfachen Grund, weil, wenn man sich so ausdrücken will, „der Hebelarm“, an dem die hier angreifenden Kräfte wirken, der grösstmögliche ist; jedes Kind weiss, dass ein Bogen oder eine Armbrust am leichtesten zu spannen ist, wenn die

dass die Enden schwerer nach einwärts zu biegen sind als die Mitte. Dass die Sache sich so verhält, muss sich sofort an Heidenhain's eigenem Modell zeigen lassen, wenn man versucht, die Stahlschiene an einer anderen Stelle (z. B. wie in Fig. 17) einzubiegen, es sind zu diesem Zweck dort viel grössere Fadenspannungen nöthig, falls überhaupt eine Einbiegung an dieser Stelle durch Fadenspannung zu erreichen ist. Die Grösse der Ausbiegung bei gleicher Zugkraft ist bei einem elastischen Stab nämlich nicht nur einfach proportional der Länge des „Hebelarmes“ wie beim Drehungsmoment, sondern proportional der dritten Potenz der Länge des in Betracht kommenden elastischen Stabes.

Wenn also auch wirklich in der Zelle die Fadenspannung am Aequator stärker wäre (was noch zu beweisen ist), so können wir auch durch ein derartiges Modell nicht beweisen, dass die Membran der lebenden Zelle diesem stärkeren Zug wirklich folgen würde, dass also eine Einschnürung am Aequator erfolgen müsste. Es lag daher kein stichhaltiger Grund dafür vor, dass Heidenhain von seinem früher (Nr. 23, S. 567) ausgesprochenen Satz abging, der da lautete:

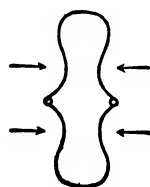


Fig. 17.

„Bei der Durchschnürung des Zelleibes kann durchaus nicht blos das Spannungsgesetz wirksam sein. Aus meinen Beobachtungen am Leukocyten scheint hervorzugehen, dass circulär verlaufende Zellfäden, welche den Zellleib im Aequator gleich einem Schnürring umgeben, vorwiegend zur Wirkung kommen.“

Bei letzterem Vorgang könnte es sich übrigens selbstverständlich nicht um eine einfache elastische Einschnürung handeln, sondern es wäre eine active Contraction des Ringfadens nöthig, wenn er eine vollständige Durchschnürung zu Wege bringen sollte.

### Elastisches System trotz Homogenität des Zellinhaltes?

Endlich ist noch ein Punkt der Congressdiscussion über das Spannungsmodell zu besprechen, nämlich der Einwand, dass man die Befestigung der Strahlen an der Zellmembran durchaus nicht immer unter dem Mikroskop sehen könne. Heidenhain erwiderte darauf: „Im Princip unrichtig ist, das Spannungsgesetz im Wesentlichen nach histologischen Gesichtspunkten kritisiren zu wollen. Ich habe zwar dieses Gesetz von der centrirten Structur hergeleitet, anwendbar ist dasselbe aber auch auf alle Fälle, wo von der centrirten Structur mikroskopisch nichts zu sehen ist. Denn das Spannungsgesetz setzt im Grunde nichts anderes voraus als eine Zellsubstanz, welche contractil ist und welche wie die Muskelsubstanz elastische Eigenschaften zeigt. Die Zellsubstanz könnte

gewiss auch irgendwie netzig, schaumig oder gar histologisch homogen sein und sie könnte trotzdem in demselben eigenthümlichen besonderen Zustand innerer Spannung befindlich gedacht werden, welchen das von mir vertheidigte Spannungsgesetz verlangt.“

Das letztere ist vom mechanischen Standpunkt aus durchaus nicht richtig. Wenn die Zelle homogen wäre, d. h. also die „Fäden“ gewissermassen die ganze Kugel erfüllten, würde, wie bei einer soliden Gummikugel, höchstens eine Zusammenziehung der ganzen Kugel stattfinden. Zeigen sich aber an der Zelle die am Modell auftretenden Erscheinungen, so kann die Zelle unmöglich „homogen“ (auch nicht „histologisch homogen“) sein, sondern muss mindestens drei verschiedene Substanzen enthalten: 1. ein centrirtes elastisches Fadensystem, 2. eine verschiebliche, mindestens halbflüssige Zwischensubstanz und 3. eine elastische Zellmembran.

Eine Flüssigkeit, ein Zellsaft, kurz ein verschieblicher Zellinhalt muss natürlich da sein, sonst würde ja beim Zug der Fäden die Zellwand zusammenklappen und die Fäden können sich ja natürlich auch nur contrahiren, verdicken, wenn Platz zwischen ihnen ist, der durch eine andere Substanz ausgefüllt ist. Bei der Theilung des Muttercentrums entweicht dann der verdrängte interfilare Inhalt in den Raum zwischen den beiden Halbcentren.

Auch über die Anwendbarkeit der Spannungstheorie auf Zellen, wo mikroskopisch nichts von centrirtten Fäden zu sehen ist, kann ich mich nicht der Meinung Heidenhain's anschliessen und muss Boveri Recht geben, wenn er (Nr. 1, S. 56) sagt: „Dieses „Voraussetzen“ bezeichnet genau die ganz verschiedene Auffassung, die wir beide von der Aufgabe des Naturforschers haben; denn ich bin der Meinung, dass, wenn ich eine Bewegung durch Zug contractiler Fibrillen erklären will, ich diese Fibrillen nicht voraussetzen darf, sondern wirklich nachgewiesen haben muss.“

### Kräfteersparniss durch das elastische centrirtte System?

So ansprechend und einleuchtend auch der Gedanke Heidenhain's erscheint (Nr. 23 S. 532), „dass ein ausserordentliches Princip der Kräfteersparniss während der Mitose obwaltet, da nämlich die während der Zellenruhe schon in der Spannung der organischen Radien gegebenen Kräfte im Laufe der Mitose zu einem grossen Theile in kinetische Energie umgesetzt werden“, <sup>1</sup> so sehr verliert diese

sind, bleibt uns die Frage, wer hat sie gespannt? Man könnte denken, das Wachsthum der Zelle oder bei eingeschobenem Kern, die Blähung des Kernes bringe die Dehnung hervor. Aber wie sollte eine „Kräfteersparniss“ dabei zu Stande kommen, die gespannten Fäden können nicht mehr Energie bei ihrer elastischen Verkürzung abgeben, als Energie aufgewandt werden musste zu ihrer Anspannung. Wenn die Zelle sich ausdehnt trotz des Zuges der organischen Strahlen nach innen oder wenn der Kern sich bläht, trotz des Gegendruckes, den er durch die seitlich ausgebogenen Fäden erfährt (vergl. Fig. 6), so ist eben dazu doch auch „Kraft“ also wohl Stoffverbrauch nöthig; von einer wirklichen „Kräfteersparniss“ bei den Vorgängen kann ebenso wenig die Rede sein, wie von einem „perpetuum mobile“! Mit der Berufung auf den Muskel, „der auch jederzeit in einem Zustand elastischer Spannung befindlich ist“, ist durchaus nichts gewonnen, denn die Herstellung bezw. Erhaltung des Tonus im lebenden Muskel erfordert eben auch beständigen Stoffverbrauch, „von selbst“ ist auch die Muskelfaser nicht angespannt. Damit soll nicht geleugnet werden, dass ein derartig elastisch gespanntes System vielleicht sehr vortheilhaft zur Erreichung der Theilungsvorgänge sein könnte, indem die Zelle dabei die, sei es durch Zellwachsthum oder innere, etwa chemische Vorgänge in den Fäden langsam aufgespeicherte Spannung plötzlich in Bewegung umsetzen könnte. Die Kernablämung käme dafür freilich, wie wir auf S. 100 gesehen haben, nicht in Betracht.

### Schlussbetrachtungen.

Wenn sich nun auch durch unsere Auseinandersetzungen herausgestellt hat, dass die Vorgänge am Spannungsmodell Heidenhain's mechanisch in keiner Weise den Vorgängen an der lebenden Zelle analog sind, so wird jene Demonstration doch jedem Besucher der Versammlung als eine der effectvollsten und interessantesten unvergesslich bleiben.

Wir sehen an dem Modell wieder in klarster Weise, dass die Vorgänge in der lebenden Zelle oft den einfachst zu analysirenden physikalischen Erscheinungen täuschend gleichen. Das eclatanteste Beispiel derart verdanken wir E. H. Ziegler, der auf der einen Seite „Eisenmikrosomen“ durch passende Anbringung von Magneten in Stellungen brachte, die den karyokinetischen Figuren wirklich überraschend ähnlich sind, andererseits aber an lebenden Eiern bewies, dass die Strahlungen offenbar nicht das geringste mit solchen magnetischen Kraftlinien gemein haben können, sondern vielmehr wirkliche körperliche Fadensysteme oder centrirtre Wabenwände sind, die durch die Strömungen in der Zelle als förmlich starre Gebilde hin und her getrieben werden können.

Wie ich auch an anderem Orte<sup>1</sup> schon sagte, scheint mir wirklich die Hoffnung, ganz klaren Einblick in die Mechanik der Zelle und ihre Theilung zu gewinnen, immer weiter in die Ferne zu rücken, je eingehender man sich mit dem Studium der Frage beschäftigt. Namentlich wird bei den Erklärungsversuchen immer viel zu wenig die Kleinheit des Objectes berücksichtigt, es wird nicht bedacht, dass wir hier nicht die Erscheinungen der Makrophysik zu sehen erwarten dürfen, sondern die complicirten und bisher noch wenig erforschten Thatsachen der Mikrophysik, in einem Gebiet, wo Capillaritäts- und andere Molecularkräfte Dinge verrichten, die wir, an die Erscheinungen der Makrophysik gewöhnt, wie Wunder anstaunen. Voll und ganz stimme ich daher Heidenhain bei, wenn er (Nr. 23, S. 572) sagt: „das empirische Material, auf das wir uns heut zu Tage stützen können, ist nicht blos lückenhaft, sondern wir können getrost sagen, dass der grösste Theil des für derartige Erwägungen eigentlich erforderlichen Materiales vollkommen fehlt und erst durch die vereinigten Bemühungen der Forscher geschaffen werden muss“. Um so mehr ist es anzuerkennen und mit um so grösserem Dank zu begrüßen, dass es Heidenhain trotzdem auf sich genommen hat, die Spannungshypothese aufzustellen und durchzuarbeiten; jede derartige Hypothese wirkt klärend auf unsere Anschauungen von der Structur und Mechanik der lebenden Materie, nur dürfen wir uns nicht dazu verleiten lassen, Sätze als „mathematisch bewiesen“ auszugeben, wenn sie es nicht thatsächlich sind.

Leipzig, 3. Dezember 1896.

---

<sup>1</sup> R. Fick. Bemerkungen zu O. Bürger's Erklärungsversuch der Attractions-sphären. *Anatomischer Anzeiger*. 1892. S. 467.

### Berücksichtigte Litteratur.

1. Boveri, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. *Verhandlungen der phys.-medic. Gesellschaft*. Würzburg 1895. Bd. XXIX. Nr. 1.
  2. Brauer, A., Ueber das Ei von Branchipus Grubii v. Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. *Anhang zu den Abhandlungen der k. preuss. Akademie der Wissenschaften*. Berlin 1892. Mit 3 Tafeln.
  3. Derselbe, Zur Kenntniss des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XLIII. Taf. 8—11.
  4. Derselbe, Ueber die Encystirung von Actinosphaera. Eichhorni Ehrenbg. *Zeitschrift für wiss. Zoologie*. 1894. Bd. LVIII, 2. Mit 2 Tafeln.
  5. Braus, Ueber Zelltheilung und Wachsthum des Tritoneies, mit einem Anhang über Amitose und Polyspermie. *Jenaische Zeitschrift für Naturw.* N. F. Bd. XXII. Mit 5 Tafeln.
  6. Castle, The early embryology of Ciona intestinalis (Flemming). *Bull. mus. comp. Zool.* Harvard College. 1896. XXVII, 7, mit 13 Tafeln.
  7. Dräner, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. *Jenaische Zeitschr.* 1895. Bd. XXIX.
  8. Eismond, Josef, Einige Beiträge zur Kenntniss der Attractionesphäre und der Centrosomen. *Anatomischer Anzeiger*. 1895. Bd. X. Mit 6 Textfiguren.
  9. v. Erlanger, Die neuesten Ansichten über die Zelltheilung und ihre Mechanik. *Zoologisches Centralblatt*. 1896. S. 41—56.
  10. Derselbe, Neuere Ansichten über die Structur des Protoplasmas, die karyokinetische Spindel und das Centrosom. Zusammenfassende Uebersicht. *Zoologisches Centralblatt*. 1896. Hft. 8 und 9.
  11. Derselbe, Zur Befruchtung des Ascariseies nebst Bemerkungen über die Structur des Protoplasmas und des Centrosomas. *Zoolog. Anzeiger*. 1896. Bd. XIX. S. 136 bis 139. 1 Figur.
  12. Fick, R., Bemerkungen zu O. Bürger's Erklärungsversuch der Attractionesphaeren. *Anatomischer Anzeiger*. 1892. Bd. VII. S. 464.
  13. Derselbe, Ueber die Befruchtung des Axolotleies. *Anatomischer Anzeiger*. 1892. Bd. VII. S. 818.
  14. Derselbe, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft zu Göttingen*. 1893. S. 120 und 206.
  15. Derselbe, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. *Zeitschrift für wissensch. Zoologie*. 1893. Bd. LVI. S. 529—618. Mit 4 Tafeln.
- Archiv f. A. u. Ph. 1897. Anat. Abthlg.



16. Flemming, Referat „Zelle“. Merkel-Bonnet's *Ergebnisse*. 1893, 1894, 1895.
17. Foot, Katharine, Preliminary note on the maturation and Fertilization of the egg of *Alloobophora foetida*. *Journal of Morphology*. 1894. Vol. IX, 3.
18. Dieselbe, Yolk nucleus and polar rings. *Ibidem*. 1896. Vol. XII, 1.
19. Häcker, Val., Ueber die Selbstständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. 1895. Mit 3 Tafeln.
20. Heidenhain, M., Ueber Kern und Protoplasma. *Festschrift zum 50jährigen Doctorjubiläum A. Kölliker's*. 1892. Mit 3 Tafeln. S. 111—166.
21. Derselbe, Ueber die Centralkörpergruppe in den Lymphocyten der Säugethiere während der Zellenruhe und der Zellentheilung. *Verhandlungen der anatom. Gesellschaft*. 1893.
22. Derselbe, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. *Habilitationsschrift*. Separatabdruck aus *Archiv für mikroskopische Anatomie*. 1894. Bd. XLIII. S. 423—758. Taf. 25—31.
23. Derselbe, Cytomechanische Studien. *Archiv für Entwicklungsmechanik*. 1895. Mit 1 Tafel und 17 Textfiguren.
24. Derselbe, Bemerkungen zu den Zellenstudien des Hrn. Dr. G. Niessing. *Anatomischer Anzeiger*. 1896. S. 413.
25. Derselbe, Ein neues Modell zum Spannungsgesetz der centrirten Systeme. *Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Berlin*. 1896. Mit 7 Abbildungen. S. 67 bis 80.
26. Hennegny, L. F., Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. *Journal Anat. et. Physiol.* 1881. T. 27. S. 397 bis 423. 1 Tafel.
27. Jordan, Edwin Oakes, The habits and the development of the Newt. *Journ. Morph.* 1893. Bd. VIII. Hft. 2. Mit 5 Tafeln.
28. Korschelt, E., Mittheilungen über Eireifung und Befruchtung. *Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft*. 1895. S. 96—107.
29. Derselbe, Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha pueril*. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1895. Bd. LX. S. 543—688. Taf. 28—34.
30. Derselbe, Ueber Kernstructuren und Zellmembranen in den Spinndrüsen der Raupen. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. 1896. Bd. XLVII. S. 500—569. Taf. 26—28.
31. Kostanecki, K., Untersuchungen an befruchteten Echinodermeneiern. *Anz. der Akademie der Wissenschaften zu Krakau*. Juni 1895.
32. Derselbe und A. Wierzejski, Ueber das Verhalten der sogenannten achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. 1896. Bd. XLVII.
33. Kostanecki, K., Ueber die Gestalt der Centrosomen im befruchteten Seeigeli. *Anatomische Hefte*. 1896. Bd. VII. Hft. 2.
34. Derselbe und M. Siedlecki, Ueber das Verhältniss der Centrosomen zum

37. Mark, E. L., Maturation, fecundation and segmentation of *Limax campestr.* *Bull. Mus. Comp. Zool.* Harvard Coll. Cambrid. 1881. Bd. VI.

Mattews, a. unter Wilson.

38. Meves, Ueber eine Art der Entstehung ringförmiger Kerne und die bei ihnen zu beobachtenden Gestalten und Lagen der Attractionssphären. *Inaug.-Dissertation.* Kiel 1893. Mit 1 Tafel.

39. Derselbe, Ueber eine Metamorphose der Attractionssphären in den Spermatogonien von *Salamandra mac.* *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1894. Bd. XLIV. Taf. 7—11.

40. Derselbe, Ueber die Zellen des Sesambeines in der Achillessehne des Frosches und über ihre Centralkörper. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1895. Bd. XLV.

41. Derselbe, Ueber eigenthümliche mitotische Processe in jungen Oocyten von *Salamandra mac.* *Anatomischer Anzeiger.* 1895. Bd. X. Mit 5 Abbildungen.

42. Derselbe, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra mac.* *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1896. Bd. XLVIII. Mit 5 Tafeln.

43. Meyer, O., Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. *Dissertation.* Würzburg 1895.

44. Moore, Some points in the origin of the reproductive elements in *Apus* and *Branchipus.* *Quart. Journ. Microscop. Science.* New ser. 1893. Bd. XXXV. Hft. 2.

45. Derselbe, On the relationships and rôle of the archoplasma during the mitosis in the larval salamander. *Quart. Journ.* 1893. Bd. XXIV. Hft. 3. N. S. Mit 1 Tafel.

46. Niessing, Carl, Betheiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugethieren. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1896. Bd. XLVIII. Mit 2 Tafeln.

47. Prenant, A., Sur le corpuscule central. *Bull. Soc. Scienc.* Nancy 1894.

48. Rath, O. vom, Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduction in der Samen- und Eireife. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1895. Bd. XLVI. S. 168—238. Mit 3 Tafeln.

49. Derselbe, Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocera mediterr.* Leach im Speciellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1895. Bd. LX. Hft. 1.

50. Reinke, Untersuchung über die Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. *Sitzungsbericht der k. pr. Akademie der Wissenschaften.* 20. Juni 1895. Bd. XXX.

51. Rückert, J., Zur Kenntniss des Befruchtungsvorganges. *Sitzungsbericht der k. bayer. Akademie der Wiss.* 1895. Bd. XXV. Hft. 1.

52. Derselbe, Ueber das Selbstständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanzen während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclopeesies. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1895. Bd. XLV. Mit 2 Tafeln.

53. Derselbe, Zur Befruchtung von *Cyclops strenuus.* *Anatomischer Anzeiger.* 1895. Bd. X. Nr. 22.

54. Sobotta, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1895. Bd. XLV. Mit 5 Tafeln.

55. Derselbe, Discussion zu K. Kostanecki's Vortrag auf der Anatomen-Versammlung 1896. *Verhandl. der deutschen anatom. Gesellschaft.* 1896. S. 21.

56. Stricht, O. van der, Contribution à l'étude de la sphère attractive. *Bull. Acad. R. Belgique.* 1892. t. XXIII. III. sér. No. 2. p. 167—192.

57. Stricht, O. van der, Contribution à l'étude de la forme, de la structure et la division du noyau. *Ebenda.* 1895. t. XXIX. No. 1.
58. Derselbe, De l'origine de la figure achromatique de l'ovule etc. *Anatomische Verhandlungen.* 1894.
59. Derselbe, La sphère attractive dans les cellules pigmentaires etc. *Bibliogr. anat.* 1895. No. 2.
60. Derselbe, La maturation et la fécondation de l'oeuf d'amphioxus lanc. *Bull. Acad. R. Belgique.* 1895. t. XXX. 3. sér.
61. Derselbe, Anomalie lors de la formation de l'amphiasier de rebut. *Bibliogr. anat.* 1896. Nr. 1.
62. Waldeyer, Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. *Deutsche medicinische Wochenschrift.* 1895. 43 ff.
63. Wilcox, Spermatogenesis of Caloptenus fem. rubr. *Anat. Anz.* 1895. Bd. I. Nr. 9.
64. Derselbe, Spermatogenesis of Caloptenus fem. rubr. and Cicada tibicen. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 1895. Vol. 27. Nr. 1.
65. Derselbe, Further Studies on the spermatogenesis etc. *Ibidem.* 1896. Vol. 29. No. 24.
66. Wilson and Mathews, Maturation, Fertilization and Polarity in the echinoderm egg. New light on the „Quadrille of the Centres“. *Journ. Morph.* 1895. X. 1. Mit 8 Textfiguren.
67. Wilson, Archoplasm Centrosom and Chromatin in the sea-urchin egg. *Ibidem.* 1895. XI, 2.
68. Ziegler, H. E., Untersuchungen über die Zelltheilung. *Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft.* 1895. Mit 13 Textabbildungen.
69. Derselbe, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zugleich ein Beitrag zur Zellenlehre. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1895. 60, 3. Mit 3 Tafeln.
70. Zimmermann, K. W., Studien über die Pigmentzellen u. s. w. *Archiv für mikroskop. Anatomie.* 1893. Bd. 41. S. 367 bis 389. 2 Tafeln.

# Zur Histologie des adenoiden Gewebes.

Von

**Erwin Hoehl.**

---

(Aus der anatomischen Anstalt zu Leipzig.)

(Hierzu Taf. II u. III.)

Bei einer histologischen Untersuchung des Bindegewebes sind vielfach andere Hilfsmittel nöthig, als sie im Allgemeinen sonst angewandt werden. Das Bindegewebe in seiner verschiedenen Form und Anordnung ist nur selten ohne weitere Praeparation der Betrachtung zugänglich; in den meisten Fällen muss es erst durch mechanische oder chemische Mittel oder durch beide gemeinsam isoliert werden. Die Zulässigkeit derartiger Methoden ist zunächst freilich etwas fraglich; in der That ist auch von mancher Seite an der Richtigkeit der damit gewonnenen Ergebnisse gezweifelt und der Streit über die Natur des adenoiden Gewebes noch nicht beigelegt worden. So hat erst jüngst wieder einer der Forscher, Fr. Saxer, das Wort zu einer abfälligen Kritik über die von gegnerischer Seite angewandten Untersuchungsmittel ergriffen. „Die Ranvier'sche Behauptung von der Möglichkeit der Darstellung eines vollständig kernfreien Reticulum habe ich trotz der mannigfachsten Versuche nur an Lymphdrüsen (und auch an diesen nur zum Theil) als richtig constatiren können, deren Erhaltungszustand durch cadaveröse Veränderungen und ungenügende Einwirkung der fixirenden Medien ein für bindende Schlüsse über feinere histologische Verhältnisse vollständig ungeeigneter war. Ich halte diese Praeparate für ebenso wenig beweisend, wie die Verdauungspraeparate von Mall und Hoyer, die selbstverständlich, wie jene, nur als Macerationsproducte aufzufassen sind.“

Seit der Veröffentlichung der ersten und grundlegenden Arbeiten von Billroth, His und Köl liker bediente man sich zur Herstellung von Praeparaten vorwiegend der Maceration — Einlegen der Stücke oder Schnitte in Wasser oder indifferente Flüssigkeiten — oder, wie namentlich His, der Auspinselung des gehärteten Objectes im Schnitt. Einwandfrei ist ja weder die eine noch die andere Methode, aber die allfälligen Läsionen der Praeparate sind bei geschickter Anwendung gering und die schönen klaren Bilder der Autoren sprechen sehr zu ihren Gunsten. Strenger Kritik gegenüber halten die erwähnten Praeparationen ebenso wenig Stand, als die künstliche Verdauung der Untersuchungsobjecte in der Form, wie sie zuerst Ewald und Kühne als Methode angaben und dann später Hoyer und vor allem Mall weiter ausbildeten und anwandten.

Bei allen diesen Methoden war ja das Gewebe nicht unversehrt, sondern zum Theil ziemlich eingreifenden Veränderungen unterworfen worden. Jeder Versuch, die gegen diese Methoden erhobenen Einwände zu entkräften, musste daher in erster Linie darauf gerichtet sein, die Beziehungen zwischen Reticulum und Zellen auch am unversehrten Organ, ohne Maceration, Pinsel oder Verdauung klarzulegen. Erst dann, wenn die Gleichheit der Bilder den Nachweis erbracht hatte, dass die anderen Methoden keine Kunstproducte liefern, war die Veranlassung gegeben sie weiter auszubauen und mit ihrer Hülfe sämtliche Gewebe von Neuem zu durchforschen.

Der Aufforderung des Hrn. Prof. Spalteholz, der Lösung dieser alten Streitfrage auf dem angedeuteten Wege nachzugehen, kam ich mit Freuden nach und ich hoffe im Folgenden einige wesentliche Punkte zur Stützung der Ansicht über die Unabhängigkeit des fertigen Reticulum von den Zellen bringen zu können.

Mein Bemühen war hauptsächlich darauf gerichtet eine Methode zu finden, welche allen oben angedeuteten Anforderungen genügte; das hieß nichts anderes als nach einer Trennung des Bindegewebes von den zelligen Elementen mittelst Contrastfärbung zu streben.

Konnte auch eine derartige Färbung nicht ganz erreicht werden, so gelang es doch immerhin leidlich und die benutzte Doppelfärbung mit Haematoxylin-Delafield und Pikrocarmin-Weigert, oder an des letzteren Stelle van Gieson's Pikro-Fuchsingemisch, erwies sich ganz brauchbar. Nur an den Stellen, wo durch die dicht gedrängt liegenden Zellen das

und die damit erzielten Resultate stets durch die Färbemethode zu controliren.

Nach diesen Gesichtspunkten richtete sich nun die Behandlung des Materiales folgendermassen ein. Die überlebenden Organe — ich benutzte vornehmlich die des Hundes — kamen zu einem Theil in die Fixirungsflüssigkeit, zum anderen in fließendes Wasser. Als Härteflüssigkeit diente vor allem Alkohol von steigender Concentration (von 50 Procent ab), Sublimat (heiss gesättigte wässerige Lösung) und Bethes Ammoniummolybdatgemisch. Von den übrigen Fixirungslösungen wurden ausserdem die gebräuchlichsten probirt, namentlich mit Rücksicht darauf, wie und in welchem Maasse sie eine nachfolgende Einwirkung des Pancreatins auf die Praeparate ermöglichten oder verhinderten. Es zeigte sich dabei, dass nur die Lösungen der Chromsalze die Verdauungsfähigkeit des Gewebes erschweren oder verhindern, je nach der Dauer ihrer Fixirungszeit. Die Organe, die dem fließenden Wasser zur Erweichung und Loslösung der zelligen Bestandtheile ausgesetzt wurden, übertrug ich meist nach 48 Stunden in Drittelalkohol, um sie darin auszuschütteln und dadurch noch weiter von den Zellen zu befreien. Fixirt wurden sie dann ebenfalls in Alkohol von steigender Concentration. Zur Controle habe ich auch einige Male die Organtheile direct der Maceration durch Drittelalkohol unterworfen und sie danach ausgeschüttelt und wie angegeben fixirt. In allen Fällen war der Erfolg der gleiche: man erreicht abhängig von der Dauer des Ausschüttelns oder der Maceration alle Stufen einer mehr oder weniger weitgehenden Entfernung der zelligen Elemente, im günstigsten Falle eine vollkommene Befreiung des Objectes von Zellen. Die durch diese mechanische Praeparation bedingte Läsion, ist keine so grosse, wie man meinen sollte, wofern man nur an den drüsigen Organtheile, für die sich dieses Verfahren fast allein empfiehlt, die Capsel unberührt lässt.

Weiterhin wandte ich meine Aufmerksamkeit der Pancreatinverdauung zu. Diese Methode hat ja nach den übereinstimmenden Untersuchungen von Ewald und Kühne, Hoyer, Mall, Siegfried u. A. den grossen Vortheil, dass sie, richtig angewandt, von den in Betracht kommenden Gewebstheilen nur die collagenen Fasern und die Fasern des sogenannten reticulirten Gewebes unversehrt lässt, diese aber in wunderbarer Klarheit zur Anschauung bringt. Allerdings ermöglicht dieses Verfahren nicht eine Trennung der beiden eben erwähnten Faserelemente, konnte uns aber behülflich sein, die topographischen Beziehungen der Fasern aufzuklären, vorausgesetzt, dass der Vorwurf, sie sei eine unnatürliche Maceration, sie liefere Kunstproducte, sich als nicht berechtigt erwies. Um dieses Bedenken zu beschwichtigen, hatte Prof. Spalteholz bei seinen Untersuchungen auf diesem Gebiete nicht die frischen Organtheile der Verdauung unter-

worfen, sondern stets eine sorgfältige Fixirung derselben vorausgehen lassen. Dieses Verfahren war zwar nicht neu, da schon Ewald, Kühne und Hoyer gehärtetes Material benutzt haben, war aber neuerdings durch Mall wieder verlassen worden, der im Wesentlichen mit frischem Material arbeitete. Ohne Zweifel bietet aber die Verwendung fixirten Materials grössere Vortheile, da die Organstücke nach der Verdauung weniger leicht ihre Form verlieren, auch im Inneren keine solche Verlagerung ihrer Elemente zeigen, wie frisch verdaute Gewebe. Ausserdem kann man sie bequem in Paraffin einbetten und beliebig starke Schnitte machen.

Allein es hat die Verwendung ganzer Organstücke doch auch gewisse Nachtheile. Erstens ist eine genaue Orientirung über sämtliche Einzelheiten bei vielen Organen nur ausserordentlich schwer oder gar nicht möglich. Zweitens aber kann man eine exacte Wirkung des Pancreatins nur dann erzielen, wenn man das Praeparat vorher vollständig entfettet hat; dementsprechend mussten die Organstücke tage- oder wochenlang im Soxleth'schen Apparat mit Aether extrahirt werden. Mehrfache Explosionen mit ihren nicht ganz geringen Gefahren liessen daher eine Umgestaltung und womöglich Vereinfachung dieser Methode wünschenswerth erscheinen.

So versuchte ich denn die Verdauung der auf dem Objectträger aufgeklebten Schnitte und hatte Erfolg damit. Paraffinschnitte, nicht über 10  $\mu$ , am besten nur 6  $\mu$  stark, wurden mit destillirtem Wasser<sup>1</sup> auf dem vollkommen fettfreien Objectträger befestigt und auf mehrere Stunden (3) in den auf 37° C. temperirten Thermostaten gebracht. Darauf erfolgte die Auflösung des Paraffins in Xylol und nach Entfernung des Xylols in Alcohol absolutus. Nun wurden die Objectträger in ein gut schliessendes Gefäss mit Benzin, das dem Aether gegenüber gewisse Vortheile bietet, gebracht und hier, je nach dem Fettgehalt des Organes 24 bis 72 Stunden bei einer Temperatur von 37° C. belassen. Nach dieser Zeit kamen die Praeparate erst in absoluten, dann in 90- und 70procent. Alkohol und dann für 10 bis 20 Minuten in fliessendes Wasser. Darnach wurden sie in die Verdauungsflüssigkeit übertragen, die aus einer schwach alkalischen<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Das Aufkleben der Schnitte bewirken wir seit Jahren in der Weise, dass wir unter den auf dem trockenen Objectträger liegenden Schnitt sterilisirtes Aqua destillata tropfenweise bis zum Schwimmen zufließen und den Schnitt sich unter gelindem Erwärmen völlig ausbreiten lassen. Nun saugt man das überschüssige Wasser mit Fließpapier ab und bringt das Praeparat sofort in den Thermostaten. Fettfreie Objectträger sind für diese Manipulation unerlässliche Bedingung.

(0.3 procent. Soda) Lösung des von Mall angewandten *Pancreatinfermentes*<sup>1</sup> (Parke, Davis & Co., Detroit U. S. A.) besteht und blieben hier bei einer Temperatur von 20 bis 37° C. 24 bis 10 Stunden. Um Fäulniskeime möglichst fern zu halten erhielt die Lösung einen Zusatz von Chloroform. Nach der Verdauung wurden die Praeparate in fließendem Wasser 10 bis 20 Minuten vorsichtig ausgewaschen.

Um die äusserst zarten Netze der durch das angegebene Verfahren gewonnenen Praeparate einer genauen Beobachtung zugänglich zu machen, ist eine möglichst intensive Färbung unerlässlich. Beim Gebrauch der Eisenhaematoxylinfärbung von Heidenhain, unter Vermeidung der Differenzirungslösung, war zwar eine hinreichend intensive Färbung erzielt worden, aber die vorhandenen, wie es schien unvermeidlichen, Farbniederschläge wirkten sehr störend. Dieser Uebelstand liess sich vermeiden, als das Eisenoxydammonium durch Ferridammonium tartaricum ersetzt wurde. In einer halbprocentigen wässerigen Lösung dieses Salzes blieben die ausgewaschenen Schnitte 1 bis 24 Stunden, wurden dann kurz in Wasser getaucht und 3 bis 24 Stunden in einer halbprocentigen wässerigen (gereiften) Hämatoxylinlösung gefärbt. Nach Abspülen des Farbstoffes in fließendem Wasser zeigen sich entweder schon die feinsten Bälkchen des Reticulum tiefschwarz und dann kann das Praeparat nach dem üblichen Verfahren in Balsam eingeschlossen werden, oder aber die Bälkchen haben erst einen grauschwarzen Farbton angenommen. Im letzteren Falle kommt das Praeparat nochmals auf 20 bis 30 Minuten in die Eisensalzlösung zurück und erhält nun einen tief blauschwarzen Ton. Bedingung ist dabei, dass die Eisensalzlösung vollkommen klar ist; am besten wird sie daher immer frisch bereitet und vor dem Gebrauche filtrirt.

Ein Fehler haftet freilich auch dieser Verdauungsmethode an, nämlich der, dass bisweilen die Capillarität nicht stark genug ist, die ausserordentlich feinen und deshalb wenig flächenhaften Fäserchen, die zudem jedenfalls specifisch leichter sind als Wasser, am Objectträger festzuhalten. In Folge dessen sind die Praeparate nicht durchgehends an allen Stellen vollständig tadellos. Eine Vergleichung mit den Praeparaten, die mit Hülfe der Schüttelmethode und der Contrastfärbung gewonnen wurden, giebt in diesen Fällen leicht über allfällige Defecte Aufschluss.

Den Versuchen, die chemische Natur des das adenoide Gewebe bildenden Reticulum durch specifische Färbung seiner Elemente zu erkennen, stellten

<sup>1</sup> Ein neuerdings von Merk-Darmstadt in den Handel gebrachtes *Pancreatin* soll nach mündlicher Angabe des Hrn. Dr. M. Siegfried dieselben Eigenschaften besitzen.



sich die grössten Schwierigkeiten entgegen. So liessen sich vor Allem ohne Gefährdung des Praeparates die collagenen Fasern nicht exact von den aus Reticulin (nach Mall und Siegfried) bestehenden trennen; die von Unna zur specifischen Färbung des Collagens angegebenen Methoden, erwiesen sich als unbrauchbar, da auch das Reticulingewebe gefärbt wurde.

Zur Färbung der elastischen Fasern diente ursprünglich eine etwas modificirte Unna'sche Orcëinfärbung, in dem der Färbung in

Orcëin 0.5%,  
50 percent. Alkohol 100<sup>cem</sup>,  
Acid. mur. 0.5<sup>cem</sup>,

eine 30 Minuten lange Beize der Praeparate in  
50 percent. Alkohol 100<sup>cem</sup>,  
Lig. Ammon. caust. gt. XV

vorausgeschickt wurde. In der Orcëinlösung blieben die Schnitte gewöhnlich 30 Minuten bis 3 Stunden. Die Differenzirung erfolgte in 60 percent. Alkohol, der 1 Procent Acid. mur. enthielt. Zur Gegenfärbung wurde entweder gesättigt alkoholische Pikrinsäurelösung oder nach Abspülen des Praeparates in Wasser Pikrocarmin nach Weigert verwandt, das mit neun Theilen Wasser verdünnt war. Die Pikrocarminlösung braucht übrigens eine gewisse, leider sehr variable Zeit zur Reifung, die dann eingetreten ist, wenn in 5 bis 30 Minuten die faserigen Elemente des Schnittes intensiv carminroth gefärbt sind, während die Kerne einen durch das Orcëin bedingten braunrothen und das Plasma den pikringelben Farbton angenommen haben.

Indessen liess doch die Tinction der feineren und feinsten elastischen Fasern beim Orcëingebruch manches in Bezug auf Intensität zu wünschen übrig. Auf Veranlassung des Herrn Professor Spalteholz bediente ich mich deshalb eines Farbstoffes, der von ihm bereits seit mehreren Jahren für die Darstellung dieser Elemente benutzt worden ist. Dieser Farbstoff <sup>V</sup><sup>1</sup> hat den Vortheil auch die feinsten Fäserchen schwarz zu färben und zur Gegenfärbung eine beliebige Wahl der Tinctionsmittel zu gestatten; die oben erwähnte Pikrocarminfärbung scheint allerdings auch hier den Vorzug zu verdienen.

Was nun die Untersuchungsobjecte anlangt, so war es schon bei oberflächlicher Vergleichung der verschiedenen Ansichten auffallend, dass alle die Forscher, die das Wesen des adenoiden Gewebes in der Zusammensetzung aus verzweigten, mit ihren Ausläufern untereinander anastomosirenden Zellen erblicken, fast ausschliesslich embryonales oder doch sehr junges Gewebe untersucht haben. Die Anderen dagegen, nach deren Ansicht die

<sup>1</sup> Die genaueren Vorschriften werden binnen Kurzem von Hrn. Prof. Spalteholz veröffentlicht werden.

Reticula des lymphatischen Gewebes sich aus Bälkchen fibrillären Bindegewebes aufbauen, die zwar selbst zellenlos, d. h. kernlos sind, aber eine Verkleidung von Zellen bestimmter Art besitzen, haben ihre Beobachtungen vorwiegend an den Organen erwachsener Thiere gemacht. Die Ursache der Verschiedenheit in der Wahl der Untersuchungsobjecte ist leicht einzusehen. In den Organen älterer Thiere wird das feine Reticulum durch den Reichthum der vorhandenen Lymphocyten grösstentheils verdeckt, es kann also nur dann zur Beobachtung kommen, wenn diese Lymphocyten theilweise künstlich entfernt sind. Da nun diese Methoden nicht ganz einwandfrei schienen, suchten andere Forscher diese Fehlerquelle zu vermeiden, indem sie das Gewebe junger Thiere, ja sogar Embryonen zum Studium wählten. Hier sind nun allerdings die Verhältnisse in Folge der Abwesenheit grösserer Zellmengen vielfach übersichtlicher, aber es ist dabei auch zu bedenken, dass die Gewebe ja ganz allgemeinen Wachstumsveränderungen unterliegen und dass deshalb die Verhältnisse des jungen Gewebes auf die des älteren keinesfalls ohne Weiteres übertragen werden dürfen.

Zu den Arbeiten, die nach dieser Anschauung beurtheilt werden müssen, gehört ausser der oben erwähnten von Fr. Saxer auch die ebenso eingehende wie klare Abhandlung von L. Demoor: *Recherches sur la structure du tissu réticulé*, die in übersichtlicher Weise die Structurverhältnisse des jungen Gewebes beschreibt und der ich deshalb die Verhältnisse, wie ich sie in den Organen völlig entwickelter Thiere gefunden habe, im Folgenden gegenüber stellen will.

Zur Entscheidung der Frage, ob das Reticulum durch anastomosirende Zellen gebildet wird, oder ob die betreffenden Zellen dem Faserwerke nur aufsitzen, verwandte ich in erster Linie Lymphdrüsen. Ich habe jedoch auch die anderen in Betracht kommenden Organe in der gleichen Weise untersucht und immer nur die an jenem Material gewonnenen Anschauungen bestätigt gefunden. Einzelheiten sollen, wenn nöthig, unten bei den betreffenden Organen mitgetheilt werden. Hier beschränke ich mich der Einfachheit halber darauf, die Befunde an den Lymphdrüsen zu schildern. Wenn man feine Schnitte einer sorgfältig fixirten Lymphdrüse mit *V* und Pikrocarmin färbt, zeigt sich das bekannte Trabekelsystem mit dem Reticulum carminroth gefärbt; freilich tritt es nicht in der Klarheit wie in den verdauten Schnitten hervor, da die zelligen Elemente zu viel davon verdecken. Die schwarz gefärbten elastischen Fasern ziehen theils zu Strängen vereinigt im Inneren, theils isolirt an der Oberfläche der Trabekel hin und setzen sich auf die Bälkchen des Reticulum fort, sich an sie anschmiegend und sie meist spiralig umrankend; oder sie lösen sich von den stärkeren Bälkchen ab und verfolgen dann den geraden Weg nach den Marksträngen

und den Follikeln, in deren Peripherie sie sich vielfach zu Geflechten vereinigen (Fig. 7, Taf. II).

Dicht auf den Bälkchen des Reticulum, am deutlichsten in dem Lymphsinus erkennbar, sieht man nun Zellen mit grossem Kern und feingranulirten Protoplasma liegen; sie umkleiden das Bälkchen vollständig und ziehen, wie sich Bizzozero treffend ausdrückt, schleierartig über deren Theilungen hinweg (Fig. 8, Taf. II). Ueberall verlaufen diese Fasern glatt durch ihre bisweilen ausserordentlich zarte Hülle und das Protoplasma hebt sich durch seinen gelben Farbton hinreichend scharf von den carminrothen Bälkchen ab. Freilich ist ein solcher Contrast in der Färbung auch eine unerlässliche Bedingung, wenn es sich um beweisende Bilder handeln soll. Mit einer Haematoxylin-Eosinfärbung oder gar nur einer Safranintinction, wie sie Demoor angewandt hat, lässt sich das nicht erreichen, zum Mindesten nicht im jungen Gewebe, dessen Reticulum nur erst äusserst spärlich vorhanden ist.

Mit obigem Befund ist nun aber der Beweis, wie ich glaube, erbracht, dass es in der Lymphdrüse ein Reticulum giebt, welcher nicht durch die Ausläufer der Zellen, sondern durch besondere Fasern gebildet wird. Und wenn man an diesen Stellen vielleicht noch sagen könnte, dass diese Fasern doch gewissermassen zu den Zellbestandtheilen gerechnet werden müssten, da sie von Protoplasma umhüllt sind, also innerhalb der Zellen liegen, so beweisen andere Stellen und namentlich andere Organe, z. B. die Leber, dass dieses Fasernetz keineswegs an die Existenz einer solchen Zellhülle gebunden ist, sondern in den meisten Fällen ohne diese, also ganz nackt, auftritt.

Da uns nun jene älteren Methoden und die Trypsinverdauung (letzttere sogar an demselben Stück) Bilder zeigen, die in ihren Einzelheiten den eben erwähnten durchaus entsprechen, nur mit dem Unterschied, dass die Zellen theilweise oder vollständig entfernt sind, so ist auch weiter bewiesen, dass diese Methoden keine Kunstproducte liefern und unter den oben erwähnten Vorsichtsmassregeln sehr wohl zur Anwendung gelangen können, wenn es sich darum handelt das Fasernetz allein zur Anschauung zu bringen.

Ich gehe nunmehr zur Beschreibung des Befundes an den einzelnen Organen über.

### Thymus.

Safranin oder Haematoxylin-Eosin — zu suchen. Er kommt zu dem Ergebniss, dass die Marksubstanz wenigstens aus Netzen vielfach verzweigter Zellen bestehe, in deren Maschen Leukocyten eingelagert sind. W. His giebt in seinen „Beiträgen der zum Lymphsystem gehörigen Drüsen“ unter Fig. 1, Taf. II eine ausserordentlich schöne Abbildung dieser Zellen, deren Ausläufer reichlich unter einander anastomosiren.

Für die Drüse junger Thiere haben die beschriebenen Verhältnisse sicher Geltung, anders gestalten sie sich jedoch in den Drüsen älterer Individuen.

Von den feinen Zellnetzen, die sich z. B. in der Kalbsthymus allenthalben vorfinden, erblicken wir in der Drüse des Ochsen nur noch spärliche Reste.

Die Thymus eines etwa neunjährigen Kindes weist nur noch in den follikelartigen Bildungen eine Andeutung davon auf. An ihre Stelle ist ein zellenloses, aus gröberen und feineren Bälkchen bestehendes Netzwerk getreten, das in der junge Drüse nur in geringer Ausdehnung in der Nähe der Gefässe und der Bindegewebssepten und mit diesen zusammenhängend vorhanden war. In der älteren Drüse folgt es aber allenthalben dem Verlaufe dieser Gebilde, sie umspinnend und die Zwischenräume zwischen ihnen überbrückend (Fig. 1, Taf. II). Die Anordnung dieses Reticulum erinnert an einigen Stellen an die Follikel und die Lymphsinus der Lymphdrüsen, doch unterscheidet es sich von diesen Bildungen wesentlich durch das grössere Caliber seiner Bälkchen.

Elastische Fasern finden sich in der Thymus nur in geringer Menge; ihr Vorkommen beschränkt sich fast ausschliesslich auf die Kapsel und die Septen.

### Leber.

Die Leber gehört zwar nur mittelbar zu den lymphatischen Organen, ist aber stets von denen, die vorwiegend junges oder embryonales Gewebe bearbeitet haben, zur Untersuchung herangezogen worden. In der That besitzt sie nach ihrer vollendeten Entwicklung ein Reticulum, das lange Zeit hindurch für ein dem Organe specifisches gehalten wurde. Am frühesten ist es wohl durch Henle, His und von Kupffer, späterhin besonders von Mall und von Oppel dargestellt und beschrieben worden. Die Identität des durch die verschiedenen Methoden der Trypsinverdauung und der Metallimprägnation erhaltenen Reticulum hat bereits Mall behauptet, ebenso wie er die Zusammengehörigkeit dieses Gebildes mit ähnlichen der Lymphdrüsen und der Milz hervorhob. Neuerdings haben jedoch Oppel und Enderlen diese Identität in Zweifel gezogen, Ersterer, weil er mit Hülfe seiner Silbermethode etwas abweichende Bilder erhielt, der Letztere, weil er durch Ver-

dauung die von Mall erhaltenen Bilder nicht bekommen konnte. Dabei ist jedoch zu bemerken, dass Enderlen bei den Controlversuchen statt des Trypsin nach der Vorschrift von Mall — Pepsin verwandt hat.<sup>1</sup> Da mir die Entscheidung dieser Frage von principieller Wichtigkeit erschien, erlaubte ich mir Herrn Prof. Erik Müller (Stockholm), der die mit der Oppel'schen Silbermethode dargestellten Praeparate nach eigenen Versuchen sehr gut kennt, einige meiner Praeparate zur Diagnose vorzulegen, in der Absicht ein ganz objectives Urtheil zu hören. Prof. E. Müller identificirte ganz spontan das Reticulum der vorgelegten, durch Trypsinverdauung erzielten Praeparate mit den der Leber angehörigen „Gitterfasern“. Demnach war die Frage sehr rasch zu Gunsten der Mall'schen Behauptung entschieden. Dass Oppel Bilder erhielt, die von denen Mall's abweichen, hat seinen Grund darin, dass in den verdauten und dann auf dem Objectträger ausgebreiteten Schnitten die Möglichkeit sich genau zu orientiren wegen der Stärke der Schnitte sehr erschwert wird. Aus derselben Ursache erklären sich auch die scheinbaren Verschiedenheiten, die meine Abbildungen der Lymphdrüse und der Milz von denen Oppel's zeigen, da meine Schnitte nur  $6\mu$  stark sind, ganz abgesehen davon, dass die Feinheiten des Praeparats bei diesen Objecten nur zum geringeren Theil in den Abbildungen wiedergegeben werden können.

### Tonsille.

Die Tonsille zerfällt durch Bindegewebssepta, die sie radiär von der Befestigungsstelle aus durchsetzen, in eine Summe von Kegeln. Der Mantel eines jeden Kegels wird von adenoidem Gewebe gebildet, während sich von der Basis her der Epithelzapfen der Mundschleimhaut einsenkt. Das adenoides Gewebe setzt sich zusammen aus einem strangförmig angeordneten Reticulum, das sowohl den Bindegewebssepten unmittelbar aufliegt und mit ihnen zusammenhängt, als auch, wenn schon in geringerer Entwicklung, subepithelial verläuft. Von diesen Zügen gehen die das Netzwerk der Follikel bildenden Bälkchen aus und ordnen sich an der Peripherie der Follikel zu dichteren Lagen an, während das Centrum nur wenige Zweige von ihnen erhält, die nach den Gefäßen hinziehen oder von diesen kommen. Das Reticulum sowohl der Stränge wie der peripheren Follikelzone ist weit feiner und dichter als das des Thymus. Das Centrum ist von einer

lich embryonale Structur allmählich verliert, dass ihre Zellnetze zum Theil fettig entarten, zum andern Theil in zellenlose Netze sich umwandeln, während die Tonsille ein activeres Organ darstellt, das im Allgemeinen zeitlebens seine Structur nur wenig ändert. Fig. 2, Taf. II ist nach einem Praeparat von der Tonsille eines älteren Kindes gezeichnet. Das Centrum des Follikels, das nur spärliche Bälkchen des Reticulum aufweist, wird durch Leukocyten, die in einem durch verzweigte Zellen gebildeten Netze liegen, ausgefüllt.

Elastische Fasern finden sich in dünnen Zügen in der Submucosa und in noch geringerer Anzahl in den Bindegewebssepten.

### Knochenmark.

Die Abbildungen, die Enderlen von dem Reticulum im Knochenmarke jugendlicher und älterer Individuen giebt, sind so gut, dass ich von einer weiteren Beschreibung Abstand nehmen kann. Von dem Netzwerk der übrigen lymphatischen Organe unterscheidet es sich wesentlich dadurch, dass es in der Hauptsache durch die Kapseln der Fettzellen gebildet wird und nur in der Peripherie einige aus stärkeren Bälkchen bestehende Züge aufweist. Die Membranen der Fettzellen bauen sich aus den feinsten Fasern auf, die ich bis jetzt gesehen habe. Wie sich die Ausläufer der von Howell und Demoor beschriebenen Riesenzellen zu diesem Reticulum verhalten, habe ich mit Sicherheit nicht feststellen können, anscheinend gehen sie damit keine Verbindung ein.

Elastische Fasern fehlen im Knochenmark, abgesehen natürlich von den Gefässwänden, vollständig.

### Lymphdrüsen.

Die Lymphdrüsen gehören zu den dem Studium am leichtesten zugänglichen Organen und sind deswegen auch in ihrer Structur am besten bekannt.

„Das starke Kapselgewebe der Lymphdrüsen“, sagt Hoyer, „setzt sich unmittelbar in das Gewebe, welches im Inneren der Drüse enthalten ist, fort und zwar in zweifacher Weise: in Form von dicken Faserbündeln (Trabekeln oder Septen), welche in ihrem ganzen Verlaufe feinere Fasern entsenden und welche sich schliesslich zu einem Netzwerke auflösen, als auch feine Bindegewebsfibrillen, welche die Lymphsinus oder Lymphbahnen durchsetzen. Im Inneren der Drüse scheinen die Fasern des Reticulum in der unmittelbaren Umgebung der Trabekel stärker als ihre Ausläufer,

ferner im ganzen Verlaufe der Lymphbahnen und um die in denselben gelegenen grösseren Blutgefässe herum.“ Im Lymphsinus verzweigen sich die vom Trabekel oder dessen Ausläufern ausgehenden Fasern baumförmig (Fig. 3, Taf. II) und ihre immer feiner werdenden Zweige anastomosiren regelmässig mit den benachbarten. Der Querschnitt eines Lymphsinus (Fig. 4, Taf. II) weist in Folge dessen ein Netzwerk auf, dessen Maschen ihrer Form und Grösse nach schwanken, meist aber in der Nähe der Markstränge enger sind wie am Trabekel. Das Netzwerk der Markstränge dagegen besteht aus feinen, annähernd gleich starken Fasern, die sich ebenfalls allenthalben mit einander verbinden.

Einen besonderen Bau weist der Follikel auf, der gleichsam das vermittelnde Glied zwischen Sinus und Markstrang bildet. Während nämlich die äussere Zone des Follikels durch das oben beschriebene Sinusgewebe gebildet wird (Fig. 5, Taf. II), besteht die innere Schicht aus dem hier ausserordentlich dichten Markstrangreticulum (Fig. 6, Taf. II). „In der die Flemming'schen Keimcentra der Secundärknötchen umgebenden Randzone ordnen sich die dickeren Bindegewebsfasern mehr in tangentialer Richtung (in Bezug auf die Peripherie des Knötchens) an, wodurch die Maschen des Netzes mehr in die Länge gezogen erscheinen (Fig. 6, Taf. II) und in dieser Form das Keimcentrum von dem umliegenden Gewebe abgrenzen. Auf diese Weise kommt die concentrische Schichtung des Bindegewebes, wie sie His an ausgepinselten Schnitten beschrieben hat, zu Stande. Nach innen von dieser Randzone, d. h. in dem Keimcentrum, sieht man dann wieder die Maschen in ganz unregelmässiger Weise geformt, die Fibrillen zu einem äusserst zarten Netzwerk vereint und deutlich gegen das Gewebe der Randzone abgesetzt“ (Hoyer). Das beschriebene Reticulum ist in allen Theilen vollkommen frei von jedem Kern. Dass die das Reticulum umhüllenden Zellen Endothelzellen seien, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu behaupten, wiewohl manche Eigenschaft dafür spricht, nicht zum wenigsten die Form des Kernes und die Schwärzung ihrer Grenzen durch Silbernitrat (Ranvier). Auf jeden Fall sind gerade diese Zellen in physiologischer Beziehung sehr interessant und wichtig. Vergleiche, die ich zwischen normalen und tuberculösen Drüsen anstellte, um die Ansicht, dass in der tuberculösen Drüse das Reticulum verdickt sei, auf ihre Berechtigung zu prüfen, führten zu dem Ergebniss, dass die Verdickung fast

noch mit den Endothelien theilen würden. Bedenkt man nun, dass die Lymphsinus ihrem Bau nach als Filter für die einströmende Lymphe wirken müssen und dass durch das Reticulum ein Labyrinth von mit einander communicirenden Gängen gebildet wird, so ist klar, dass durch Verstopfung eines Ganges ein bestimmter Bezirk nicht mehr durchströmt werden kann, mithin werden Stoffe, die innerhalb dieses Bezirkes liegen, gewissermassen ausser Circulation gesetzt. Aus alledem lässt sich unschwer einsehen, welche Bedeutung die erwähnten Zellen als Circulationshindernisse gegebenen Falles gewinnen müssen. Haben wir also auch nicht hinreichende Berechtigung, um sie morphologisch als Endothelzellen zu bezeichnen, so sind sie doch sicher als functionelle Endothelien im physiologischen Sinne aufzufassen.

### Milz.

Die Milz schliesst sich in ihrem Bau im Allgemeinen an die Lymphdrüsen an. Die Unterschiede beziehen sich einmal auf den Besitz einer grösseren Menge von glatten Muskelfasern in den Trabekeln und die grössere Feinheit des Reticulum und zum anderen darauf, dass an die Stelle des Lymphsinus das cavernöse Venensystem tritt. In der Nähe der Trabekel und der grösseren Gefässe scheinen die Maschen des Netzwerkes weiter zu sein (Fig. 9, Taf. II), als in der Umgebung der kleineren Arterien. Eine ganz besondere Eigenthümlichkeit weisen die Venenwandungen auf. Schon Henle hatte in den Wandungen der mittleren und kleinen Venen ein Netzwerk von starken Fasern, wie es Fig. 10, Taf. III zeigt, gesehen und in seiner Splanchnologie abgebildet; auch Frey bringt in seiner Histologie eine Abbildung davon, aber in der neueren Zeit scheint die Kenntniss dieser Thatsache etwas schattenhaft geworden zu sein.

Das Reticulum der Milz ist an verschiedenen Stellen, je nachdem es häufiger oder seltener Gefässlumina enthält und entsprechend deren Grösse mehr oder weniger dicht (Figg. 11 u. 12, Taf. III) und steht in innigem Zusammenhang mit dem Netzwerke der Kapsel, der Trabekel und den Gefässwandungen. Die Milzfollikel unterscheiden sich in ihrem Bau nur wenig von den gleichen Gebilden der Lymphdrüsen. In Bezug auf die Umhüllung ist vielleicht die Trennung in eine äussere Zone mit gröberem und in eine nach innen davon gelegene mit feinerem Maschenwerk weniger scharf; eine Andeutung davon sieht man in Fig. 13, Taf. III, die einen eben angeschnittenen Follikel darstellt (vgl. auch die Abbildung von Opper). In Fig. 14, Taf. III, ist ein Zwillingsfollikel abgebildet, um zu zeigen, dass innerhalb der Zone des dichteren Reticulum die Maschen wieder weiter werden und so ein Netzwerk bilden, das nur das Keimcentrum frei lässt.



(Das Praeparat stammt von einem älteren Hund, bei jüngeren Thieren findet sich an der Stelle dieses Netzwerkes von Fasern ein durch verzweigte Zellen gebildetes).

Für die Verlaufs- und Verbreitungsweise der elastischen Fasern gelten dieselben Gesetze wie für die Lymphdrüsen, mit der Einschränkung, dass in den Trabekeln die Bündel in Folge der Anwesenheit der glatten Muskelfasern nur geringe Stärke besitzen, wie das Fig. 15, Taf. III zum Theil wiedergiebt, aber dafür sehr zahlreich sind.

### Lymphknötchen des Darmes.

Der Bau der Lymphknötchen des Darmes, sowohl der solitären als der conglobirten, lässt zwei ziemlich scharf von einander getrennte Abschnitte erkennen, deren einer nach der Darmwand zu gelegen ist und das Keimcentrum enthält, während der andere nach dem Darmlumen zu liegt und von einem Reticulum gebildet wird, das etwas Aehnlichkeit mit dem Netzwerk des Lymphsinus hat. Der das Keimcentrum einschliessende Abschnitt besitzt, wenn auch weniger ausgesprochen als die Lymphdrüsen und die Milz, die beiden peripheren Zonen des eigentlichen Follikels. Wie bei der Tonsille, so nimmt auch im Darmfollikel das Reticulum seinen Ursprung von den starken Bindegewebszügen der Submucosa. Der nach dem Darmlumen zu gelegene Abschnitt des Follikels zeigt auch gelegentlich Bildungen, die den Keimcentren ähneln, wenngleich sie erheblich kleiner sind als diese und ausserdem des charakteristischen Reticulum entbehren. Die Grenze des Follikels gegen das Epithel wird durch die Fasern des Follicularreticulum gebildet in Verbindung mit der Membrana propria. Fig. 16, Taf. III, zeigt einen Solitärfollikel im Medianschnitt.

Elastische Fasern finden sich im Follikel und in dessen Umgebung ziemlich spärlich, nur die Basis besitzt sehr starke Züge, die in das fibröse submucöse Gewebe eingelagert sind. (Fig. 17, Taf. III).

---

Nachdem nun die Existenz eines Reticulum nachgewiesen war, dessen Bälkchen nirgends einen Kern besitzen, lag es natürlich nahe, nach der Natur der Bälkchen zu forschen. Es wurden deshalb Praeparate von in Alkohol fixirtem Materiale mit Carbofuchsin gefärbt und mit alkoholischer

Taf. III).<sup>1</sup> Das gleiche Bild boten auch die Bälkchen des Reticulum in den Verdauungspraeparaten dar, namentlich schön, wenn die Drüsen vor der Alkoholfixirung drei Stunden lang der Einwirkung einer 10 procentigen Salpetersäure unterworfen wurden (Fig. 19, Taf. III). Demnach sind diese Bälkchen aufzufassen als die Summe einer Anzahl feinsten gleichmässig starker Fibrillen, die durch eine anscheinend homogene Grundsubstanz zusammengehalten werden, wie ja auch schon His, Kölliker und Andere eine fibrilläre Streifung in den stärkeren dieser Gebilde beobachtet haben. Interessant ist es, dass die Bälkchen sich an bestimmten Stellen fadenförmig in ihre Fibrillen auflösen und dadurch röhrenförmige Organe mit allerfeinsten Wandungen bilden. Diese Röhren stellen aber nichts anderes vor als die Capillarwandungen und die Wandungen der Markstränge. Die physiologische Function dieser eigenartigen Gebilde lässt sich vermuthen, aber nicht hinreichend beweisen, weshalb auf alle Erörterungen darüber verzichtet werden soll.

Wenn wir nun am Ende dieser Betrachtungen noch mit einem Worte auf den Unterschied zwischen den embryonalen Zustand des adenoiden Gewebes und seiner Structur nach abgeschlossener Entwicklung zurückkommen und nach der Entstehung des Reticulum fragen, so müssen wir auf das zurückkommen, was His vor nunmehr bald fünfzig Jahren ausgesprochen hat: „Die anastomisirenden Zellnetze sind überall das Primäre, vielleicht findet sich zu einer Zeit der Entwicklung zwischen ihnen eine schleimige Zwischensubstanz, die später durch die wuchernden Lymphkörper verdrängt wird.“ Wie aber die Umwandlung der Zellausläufer in die Fasern oder Bälkchen vor sich geht, ob durch Umlagerung „einer leimgebenden oder elastischen faserigen Substanz“ (His), oder auf irgend welche andere Weise, darüber lässt sich zur Zeit noch gar nichts sagen. Es muss vielmehr die Antwort auf diese Fragen einer eingehenden histogenetischen Untersuchung dieser Gewebsart vorbehalten bleiben.

### Ergebniss.

Das Bindegewebsgerüst der zum lymphatischen Apparate gehörigen Organe besteht nach vollendeter Entwicklung theils aus collagenen Fasern, theils aus einem zellenfreien Reticulum.

Die Bälkchen dieses Reticulum setzen sich zusammen aus einer Menge feinsten, gleichstarker Fibrillen, die, theils in Strängen vereinigt, theils

---

<sup>1</sup> In der Reproduction lässt leider diese fibrilläre Structur der Bälkchen an Deutlichkeit zu wünschen übrig, da die Originalzeichnung verloren gegangen ist.

fächerförmig ausgebreitet, in eine homogene Grundsubstanz eingelagert erscheinen.

Die feineren Bälkchen werden durch elastische Fasern spiralig umwunden, während die Trabekel die elastischen Fasern zu Strängen vereinigt in ihrem Inneren erkennen lassen.

Die Bälkchen sind an manchen Stellen, z. B. im Lymphsinus, mit Zellen bekleidet, die morphologisch und physiologisch den Endothelien verwandt zu sein scheinen; an anderen Stellen tragen die Bälkchen keine spezifische Zellverkleidung, sondern sind nackt; sie scheinen überall lediglich Stützapparate für das Parenchym der betreffenden Organe zu sein.

Bei den verschiedenen untersuchten Thierspecies (Mensch, Rind, Hund, Katze) sind principielle Unterschiede nicht vorhanden.<sup>1</sup>

Die durch Trypsin bewirkte künstliche Verdauung histologischer Objecte liefert bei kritikvoller Anwendung keine Kunstproducte.

Leipzig, den 9. September 1896.

---

<sup>1</sup> Vgl. dagegen S. Schuhmacher, *Ueber die Lymphdrüsen des Macacus rhesus*.

## Litteraturverzeichnis.

- 1 His, W., Beiträge zur Kenntniss der zum Lymphsystem gehörigen Drüsen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd. X.
2. Derselbe, Untersuchungen über den Bau der Lymphdrüsen. *Ebenda*. Bd. XI.
3. Derselbe, Untersuchungen über den Bau der Peyerschen Drüsen und der Darmschleimhaut. Bd. XI.
4. Billroth, Th., Beiträge zur vergleichenden Histologie der Milz. *Müller's Archiv*. 1857.
5. Bizzozero, G., Sulla struttura delle ghiandole linfatice. Referat in Hofmann-Schwalbe's *Jahresberichten*. 1878.
6. Carlier, E. W., Contributions to the histology of the hedgehog. Part IV. The lymphatic glands. *Journal of Anatomy*. XXVII. (Enthält ein gutes Litteraturverzeichnis)
- 7 Chievitz, J. H., Zur Anatomie einiger Lymphdrüsen im erwachsenen und fötalen Zustande. *Dies Archiv*. Anat. Abthlg. 1881.
8. Czermak, N., Einige Ergebnisse über die Entwicklung, Zusammensetzung und Function der Lymphknötchen der Darmwand. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XLII.
9. Demoor, L., Recherches sur la structure du tissu réticulé. *Archives de Biologie*. T. XIII. Viel Litteratur!
10. Enderlen, E., Fasern im Knochenmark. *Anat. Anzeiger*. 1891.
11. Ewald, A. u. Kühne, W., Die Verdauung als histologische Methode. *Verhandlungen des naturhist. med. Vereines zu Heidelberg*. Bd. I. Hft. 5.
12. Frey, H., Untersuchungen über die Lymphdrüsen des Menschen und der Säugethiere. 1861.
13. Henle, J., *Splanchnologie*. 1866.
14. Hoyer, H., Beiträge zur Kenntniss der Lymphdrüsen. *Archiv für mikrosk. Anatomie*. Bd. XXXIV.
15. Howell, V. W. H., Observations upon the occurrence, structure and function of the giant cells of the marrow. *Journal of Morphology*. 1891. Vol. IV.
16. Kölliker, A., *Mikroskopische Anatomie*.
17. Leydig, Fr., *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere*. 1857.
18. Löwit, M., Die Anordnung und Neubildung von Leukoblasten und Erythroblasten in den Blutzellen bildenden Organen. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XXXVIII.

19. Mall, F. P., Das reticulirte Gewebe und seine Beziehung zu den Bindegewebsfibrillen. *Abhandlungen der k. sächs. Akademie der Wissenschaften*. 1890. Nr. 14.
20. Mall, F. P., Reticulated tissue and its relation to the connective tissue fibrill. *From the Johns Hopkins Hospital Reports*. Baltimore 1896. Vol. I.
21. Oppel, A., Eine Methode zur Darstellung feinerer Structurverhältnisse der Leber. *Anatomischer Anzeiger*. 1890.
22. Derselbe, Ueber die Gitterfasern der menschlichen Leber und Milz. *Ebenda*. 1891.
23. Ranvier, L., *Traité technique d'Histologie*. 1875.
24. Saxer, Fr., Ueber die Entwicklung und den Bau normaler Lymphdrüsen u. s. w. *Anatomische Hefte*. Bd. VI.
25. Stöhr, Ph., Ueber die Lymphknoten des Darmes. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XXXIII.
26. Derselbe, Ueber die peripherischen Lymphknoten. *Merkel-Bonnet's Ergebnisse*. 1892. Bd. I.
27. Derselbe, *Lehrbuch der Histologie*. 1896.
28. Thoma, R., Ueber die Blutgefäße der Milz. *Anatomischer Anzeiger*. Basel 1895. Bd. X.
29. Schuhmacher, S., Ueber die Lymphdrüsen des *Macacus rhesus*. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XLVIII.
30. Miescher-Rüsch, Ueber das Leben des Rheinlachs im Süßwasser. I. Die Milz des Rheinlachs. *Dies Archiv*. 1881.

## Erklärung der Abbildungen.

(Taf. II u. III.)

Die Figuren sind vom Verfasser mittelst Zeichenspiegels möglichst in den Farben des Praeparates gezeichnet worden.

Die schwarzen Figuren nach Verdauungspraeparaten, die farbigen nach ausgeschüttelten Praeparaten, mit Ausnahme der Figg. 8 und 17, deren Praeparat ohne Vorbehandlung gefärbt wurde und zwar, wie die übrigen, mit V. und Pikrocarmin. In den farbigen Figuren ist roth gefärbt: Bindegewebe und Reticulum, orange: die glatte Musculatur und die Endotheloidzellen, schwarz: die elastischen Fasern und die Schleimkröpfe der Schleimdrüsen.

**Fig. 1.** Schnitt aus der Thymus eines neunjährigen Kindes; bei *a* findet sich eine follikelartige Bildung, *bb* und die übrigen lockeren Stränge sind vom Reticulum umspinnene Gefässe, die homogenen von ihnen gehören zu den Bindegewebasepten.

**Fig. 2.** Schnitt aus der Tonsille eines älteren Kindes. Man sieht den Zusammenhang des Follikelreticulum mit dem strangförmig angeordneten. In Figg. 1 u. 2 vergrößert 100:1. Leitz: Oc., Obj. 4.

**Figg. 3 bis 8.** Schnitte aus der Lymphdrüse des Hundes.

**Fig. 3.** Markstränge und Lymphsinus längs getroffen.

**Fig. 4.** Markstränge und Lymphsinus schräg getroffen. In Figg. 3 u. 4 vergr. 200:1. Zeiss: Comp. Oc. 8. Leitz: Obj. 4.

**Fig. 5.** Ein Stück aus der Wand des Follikels; das Reticulum ist schräg zum Verlaufe der Fasern getroffen. Vergrößert 450:1. Leitz: Oc. 1, Obj. 7.

**Fig. 6.** Der Follikel ist eben angeschnitten und lässt die beiden Zonen des Reticulum erkennen. Vergrößert 200:1. Zeiss: Comp. Oc. 8. Leitz: Obj. 4.

**Fig. 7.** Färbung: V., Hämatoxylin und Pikrocarmin. Man sieht die Bälkchen des Reticulum von dem Trabekel ausgehend und die Anordnung der elastischen Fasern. Vergrößert 700:1. Leitz: Oc. 1, Hom. Oelimmersion  $\frac{1}{11}$ .

**Fig. 8.** Ein Stück des Reticulum aus dem Lymphsinus, um das Verhältnis der endotheloiden Zellen zu den Bälkchen des Reticulum zu zeigen.

**Figg. 9 bis 15.** Schnitte aus der Milz des Hundes.

**Fig. 9.** Eine grössere Arterie im Zusammenhang mit dem Reticulum, in dessen weiten Maschen einige zum Theil desquamirte Endotheloidzellen liegen. Vergrößert 700:1. Leitz: Oc. 1, Hom. Oelimmersion  $\frac{1}{11}$ .

**Fig. 10.** Eine Vene; das Milzreticulum geht in das Balkenwerk der Venenwand über. Vergrössert 700:1. Leitz: Oc. 1, Hom. Oelimmersion  $\frac{1}{12}$ .

**Fig. 11.** Dichtes Reticulum; die Löcher sind zumeist Lumina venöser Gefässe. Vergrössert 700:1. Leitz: Oc. 1, Hom. Oelimmersion  $\frac{1}{12}$ .

**Fig. 12.** Lockeres Reticulum aus dem cavernösen Theile der Milz. Vergrössert 700:1. Leitz: Oc. 1, Hom. Oelimmersion  $\frac{1}{12}$ .

**Fig. 13.** Milzfollikel im Anschnitt; man sieht ein gröberes peripheres und ein dichteres und feineres centrales Reticulum. Vergrössert 200:1. Zeiss: Comp. Oc. 8. Leitz: Obj. 4.

**Fig. 14.** Ein Zwillingsfollikel aus der Milz eines alten Hundes. Innerhalb der inneren Zone (I, Z.) des Reticulum findet sich hier noch ein weitmaschigeres lockeres Netzwerk, das sich zum Theil in das Keimcentrum fortsetzt. Vergrössert 200:1. Zeiss: Comp. Oc. 8, Leitz: Obj. 4.

**Fig. 15.** Zeigt den Zusammenhang des Reticulum mit dem intermusculären Bindegewebe der Trabekel (Tr.) Vergrössert 700:1. Leitz: Oc. 1, Hom. Oelimmersion  $\frac{1}{12}$ .

**Figs. 16 u. 17.** Schnitte aus dem Dünndarm des Hundes; in beiden die gleiche Stelle. Man erkennt zwei Abschnitte: der eine nach dem Darmlumen, der andere nach der Darmwand zu gelegen, letzterer das Keimcentrum enthaltend. Vergrössert 100:1. Leitz: Oc. 1, Obj. 4.

**Fig. 18.** Ein Theil des Reticulum der Lymphdrüse mit Carbofuchsin-Pikrinsäure gefärbt. Die Bälkchen zeigen eine deutliche fibrilläre Structur. Vergrössert 700:1. Leitz: Oc. 1, Hom. Oelimmersion  $\frac{1}{12}$ .

**Fig. 19.** Ein Theil des Reticulum aus der Wand des Follikels der Lymphdrüse. Der Organtheil wurde vor der Fixirung in Alkohol 3 Stunden lang in 10 Proc. HNO<sub>3</sub> gelegt. Man erkennt die strangförmige Vereinigung und die flächenhafte Auflösung der Stränge in die sie zusammensetzenden Fibrillen. Vergrössert 700:1. Leitz: Oc. 1, Hom. Oelimmersion  $\frac{1}{12}$ .

# Ueber die Membrana propria der Harncanälchen und ihre Beziehung zu dem interstitiellen Gewebe der Niere.

Von

Georg Rühle.

---

(Aus der anatomischen Anstalt zu Leipzig.)

---

(Hierzu Taf. IV.)

---

Während auf vielen Gebieten der Histologie unser Wissen stetig durch immer erneute Arbeit und immer strengere Kritik des Gesehenen und Neugefundenen fortschreitet, bleiben einzelne als Stiefkinder der Forschung auffällig vernachlässigt. Hier werden in allen Arbeiten, in allen Lehrbüchern stets wieder dieselben Angaben gemacht wie vor einem halben Jahrhundert, und keiner der vielen werkhätigen Forscher setzt an, um neues Licht in manche dieser, vielleicht schwieriger als andere aufzuklärende Gebiete zu bringen.

So ergeht es auch den sogenannten *Membranae propriae* oder Basalmembranen der Drüsen und der Schleimhäute. Von ihnen heisst es allorts: sie sind homogene, structurlose Häutchen. Einige Autoren trennen sie scharf von dem sie im einzelnen Falle umgebenden Gewebe, andere lassen sie ohne genaue Grenzen in dasselbe übergehen. So schreibt His im Jahre 1865 (1): „Die Scheidung dieser Membran ist bald mehr, bald minder scharf, sie ist besonders dann auffallend, wenn entweder die Schicht eine gewisse Dicke erreicht, oder wenn die angrenzende Binde substanz sehr weich und locker bleibt. Immerhin besteht — eine continuirliche Verbindung zwischen ihnen und der angrenzenden Binde substanz.“ Im Allgemeinen werden sie als homogene Ausscheidungsproducte, etwa ähnlich den Cuticularbildungen, angesehen. Stöhr (2) nennt sie „Modificationen des Bindegewebes“. Die meisten Bearbeiter haben noch die *Membrana propria*



der Darmschleimhaut gefunden. Diese rechneten die einen, wie Köl liker (3), zum Bindegewebe und liessen sie sich aus dicht gelagerten feinen Bindegewebsfasern zusammensetzen; die anderen sahen sie als Endothelhäutchen an [Quain, Ranvier (4)], v. Davidoff (5) erklärt die Basalmembran des Darmes als „eine vermittelnde Zone, die sowohl dem Epithel als auch der adenoiden Substanz angehört“.

Mit den einschlägigen Verhältnissen speciell in der Niere hat sich meines Wissens überhaupt nur Mall beschäftigt. Dieser hat im Jahre 1891 von der Membrana propria der Harnkanälchen nachgewiesen, dass sie aus feinen Fasern reticulirten Gewebes bestehe, welche die Canälchen ringförmig umgeben. Er sagt in seiner Abhandlung über: „Das reticulirte Gewebe u. s. w.“ (6): „Das ganze Gewebe, mit Einschluss der Basalmembranen von der Kapsel bis zum Becken ist eine einzige Masse anastomosirender Fibrillen. Dieselben geben beim Kochen keinen Leim und sind nicht elastisch. Sie haben alle die charakteristischen Eigenschaften des Reticulums der Lymphdrüsen.“ Dieser Fund scheint aber wenig beachtet worden zu sein, denn in den neuesten Ausgaben der Lehrbücher ist die alte Angabe von der structurlosen, homogenen Membran noch unverändert zu finden. Ein genaues Studium der Structur dieser Basalmembran hat ein nicht geringes Interesse in histologischer wie auch in physiologischer Beziehung; letzteres der Schlüsse wegen, die sich auf die physikalischen Vorgänge bei der Harnabsonderung eventuell aus dem Befund würden ziehen lassen.

Diese Arbeit vorzunehmen und damit jene Ergebnisse von Mall nachzuprüfen und zu erweitern, war mir durch das lebenswürdige Entgegenkommen und die gütige Unterstützung meines verehrten Lehrers Prof. W. Spalteholz vergönnt. Ich schulde ihm vielen Dank dafür. Ebenso verdanke ich der Erfahrung meines Freundes Erwin Hoehl weitgehende Förderung.

Meine Untersuchungen stellte ich an mittelst Färbung von Schnitten, wie auch zur Controle, nach dem Vorgange von Mall, durch Anwendung der Verdauung mittelst Pankreatin.

Zur Fixirung für die nachfolgende Färbung erwiesen sich die verschiedenen gebräuchlichen Reagentien als von sehr ungleichem Werthe. Sublimat, allein oder mit Zusatz von Chlornatrium, eignete sich gar nicht. Es giebt von feineren Structuren nur diffuse, breit verschwommene Bilder. Bei seiner Anwendung zur Fixirung erscheint die Membrana propria allerdings völlig homogen, wenn überhaupt noch etwas von ihr zu sehen ist.

Zwecke wenig bewährt. Mit Formalin in der gebräuchlichen 4procentigen Lösung konnte ich ebenfalls zu keinen brauchbaren Bildern kommen. Gute Resultate gab die von Bethe angegebene Fixirungsflüssigkeit; nur hat sie den einen Nachtheil, der sich manchmal allerdings auch in einen Vortheil verwandeln kann, dass die Epithelien sich als geschlossene Röhren fast sämmtlich von der Membran ablösen. Alkohol zeigte sich als sehr gut brauchbar für fast alle Färbungen. Er wurde von 50procentiger Lösung an in steigender Concentration gebraucht. Sehr günstig waren die Chromsalzlösungen und -gemische. Neben Zenker'scher Flüssigkeit gab die besten Resultate eine Lösung von derselben Zusammensetzung wie die Müller'sche Flüssigkeit, aber mit dem doppelten Gehalt (also 5 Proc.) an Kalium bichromicum. Es werden in ihr Kerne wie Zellprotoplasma und Bindegewebe aufs Exacteste ohne irgend welche sichtliche Nachtheile fixirt.

Die Einbettung der Stücke wurde nach der üblichen Methode in Paraffin vorgenommen. Als Schnittstärke wurde durchgängig 5  $\mu$  gewählt.

Um eine exacte Färbung aller, auch der feinsten Fasern zu bekommen, musste ein möglichst intensiv, dabei aber prägnant tingirender Farbstoff gesucht werden. Zuerst wurden die von Unna für collagenes Gewebe angegebenen Färbemethoden in ihrer Anwendbarkeit für meine Zwecke geprüft. Sie erwiesen sich zum Theil als in engen Grenzen brauchbar. Während Wasserblau recht diffus färbt und Feinheiten der Structur nicht mehr erkennen lässt, gab Orcein eine distincte, aber für die feinen hier in Betracht kommenden Fasern viel zu matte Färbung auch dann, wenn es länger angewandt wurde und stärker, als in der von Unna angegebenen 1procentigen Lösung. Säurefuchsin mit Differenzirung durch Pikrinsäure ergab theilweise ganz annehmbare Bilder. Weiter wurden Versuche gemacht mit Chinablau, Anilinblau, Toluidinblau, Nigrosin und noch verschiedenen anderen ähnlichen Farbstoffen; alle aber gaben kein befriedigendes Resultat, indem sie distincte Färbungen nicht leisteten. Salpetersaures Rosanilin zeigte sich besser brauchbar, besonders für junges Gewebe. Vollkommen zufriedengestellt hat mich Säurefuchsin oder Säurerubin. Sie konnten in schwachen Lösungen angewandt werden; dann musste länger, bis zu einer halben Stunde, gefärbt werden. In stärkeren Lösungen färben sie fast momentan auch die feinsten Fasern; dabei kann es allerdings leicht vorkommen, dass die Zellen zu stark überfärbt werden, was die Deutlichkeit und die Schönheit des Bildes beeinträchtigt. Um auch die Kerne deutlich zu erhalten, schickt man zweckmässig eine Färbung mit Delafield'schem Haematoxylin voraus oder noch besser eine solche mit gewöhnlichem Haematoxylin nach vorhergegangener Beizung mit Eisenammoniumalaun, so dass das ganze also die Methode von Heidenhain-Krause darstellt. So ausgezeichnete Resultate diese Methode der Färbung

sonst geliefert hat, so besitzt sie doch den Nachtheil, dass die Epithelien der Canälchen nicht anders als die Membran gefärbt werden, was besonders in den Rindentheilen störend hervortritt. Denn da hier ja das Bindegewebe an und für sich nur sehr spärlich ist, werden die wenigen und zarten Fasern von dem gleichgefärbten dichten Parenchym stark verdeckt. Für diese Theile eignet sich recht gut eine Tinction mit einem Pikrocarmin oder Pikrofuchsin, etwa nach v. Gieson. Bei dessen Anwendung bleiben die Bindegewebsfasern roth, das Zellprotoplasma aber wird gelb gefärbt, so dass sie beide sich gut voneinander abheben. Selbstverständlich kann man auch hier eine Kernfärbung vorausgehen lassen. Für Klarlegung der Verhältnisse im Marktheil aber ziehe ich die erste Methode unbedingt vor, weil da, wo die Fasern dichter liegen, das Pikrofuchsin nicht jede einzelne scharf färbt, sondern oft verwaschene und compacte Bilder giebt.

Schon durch diese Methoden der Färbung nach geeigneter Fixirung konnte ich vollständig klar und sicher die unten zu beschreibenden Verhältnisse feststellen. Genau die gleichen Resultate ergaben aber auch die Präparate, welche einer Verdauung mit Pankreatin unterworfen wurden. Man muss dies als einen Beweis dafür gelten lassen, dass die Verdauung keine Kunstproducte, etwa durch blosser Maceration schafft, und hat somit in dieser Methode ein Mittel, die Ergebnisse der einfachen Färbung zu controliren und zu erweitern.

Die künstliche Verdauung wurde mit Pankreatin vorgenommen; das Verfahren dabei war dasselbe, wie es Hoehl<sup>1</sup> beschreibt. Das zum Verdauen bestimmte Material war durchweg in Alkohol fixirt. Gefärbt wurden die verdauten Schnitte mit Haematoxylin nach vorangegangener Beize mit Ferridammonium tartaricum (Hoehl).

Zur Untersuchung dienten vor allem die Nieren vom Hund, der Katze und vom Kaninchen. Nur von diesen soll vorläufig die Rede sein; von den Nieren anderer Species wird unten noch weiter gesprochen werden. Uebrigens muss man bei der Auswahl der Objecte Vorsicht gebrauchen, um sich vor pathologischen Bildern zu hüten. Unter den Nieren von vier getödteten Hunden zeigten die von dreien zum Theil ganz erhebliche pathologische Veränderungen.

Um die Unterschiede, welche die verschiedenen alten und neuen Me-

Im Rindentheile sieht man um die Bowmann'sche Kapsel der Malpighi'schen Körperchen eine zarte, homogen scheinende Membran gelegt. Sie zeigt an vielen Stellen eine durch die Schnittrichtung bedingte Drehung um ihre Längsaxe, so dass sie einmal als scharfe Linie, das andere Mal als breites leicht granulirtes Band erscheint. Sie läuft um die Kapsel herum bis zum Gefässpol, wo sie sich an die Vasa afferens und efferens anschmiegt, und von wo ab sie nicht weiter verfolgt werden kann. Da, wo die Membran als Linie erscheint, also quer getroffen ist, sieht man ihr die Epithelien der Kapsel anliegen; an anderen Stellen ist sie streckenweise durch auf ihr liegende breit angeschnittene Epithelzellen verdeckt. Von der Bowmann'schen Kapsel geht die Basalmembran continuirlich weiter auf den Tubulus contortus. Hier wird sie sehr zart, so dass sie streckenweise überhaupt nicht mehr mitgefärbt ist. Wo sie deutlich sichtbar ist, erscheint sie doppelt conturirt. Von den jedesmal benachbarten Canälchen und ihren Membranen ist sie durch Spalträume getrennt, in welchen sich einzelne, sehr spärliche Fasern Bindegewebes hinziehen. Spindelförmige Bindegewebszellen sind verschiedentlich eingestreut; sie liegen den einzelnen Fasern oder auch den Basalmembranen dicht an. Um die Schaltstücke und die Anfänge der ausführenden Kanälchen zeigt sich die Membrana propria etwas stärker, deutlich doppelt conturirt. In ihrer Umgebung ist auch immer etwas mehr Bindegewebe anzutreffen, als um die gewundenen Canälchen.

Das Zwischengewebe nimmt von der Rinde nach dem Marke an Menge und Dichtigkeit allmählich zu; schon um die untersten Tubuli contorti herum ist es reichlicher. Dem entsprechend trifft man dort auch mehr Bindegewebszellen an. Diese liegen mit ihrer Längsaxe fast durchweg tangential oder parallel den Canälchen, fast nie aber radiär zu ihnen. Die Basalmembran wird an den Henle'schen Schleifen bedeutend stärker, lässt aber trotzdem keinerlei Structur erkennen. Die Bindegewebskerne liegen auch hier theilweise den Membranen dicht an. Die Grundmembran der Ausführungsgänge in den oberen Theilen des Markes ist ebenso stark und auch noch homogen erscheinend. In der Papille findet man ein sehr dichtes Stroma, bestehend aus starken Fasern, welche um die Canälchen und Gefässe ringförmig sich herumziehen, und zwischen denen zahlreiche Bindegewebszellen liegen. Hier giebt es aber keine homogene Membrana propria mehr, sondern die Fibrillen des um die starken Ausführungsgänge lagernden Gewebes begrenzen das Epithel unmittelbar. Hier sagt Kölliker (3) auch: „Die grosse Mehrzahl der Sammelröhren besitzt eine Membrana propria von mässiger Stärke, gegen die Ductus papillares zu verschwindet dieselbe jedoch und findet man an diesen und ihren Hauptästen keine andere Begrenzung des Epithels als die Binde substanz des

Nierenstromas.“ Dieselben Verhältnisse liegen bei dem Epithel des Nierenbeckens vor.

Die grösseren Blutgefässe der Rinde werden von stärkeren Lagen fibrillären Bindegewebes getragen, das anscheinend mit dem übrigen Stroma in nur geringem Connex steht. Die Wand der kleineren Aeste besteht nur aus einigen wenigen circulären Fasern mit eingeschaltetem Endothelrohr. Nach dem Mark zu wird die Verbindung der Gefässe mit den Fasern des interstitiellen Gewebes eine immer innigere, so dass die kleineren Aeste in der Papille nur Endothelschläuche darstellen, die in Lücken des Stromas liegen. Hier zeigen die starken Bindegewebsbündel der Gefässstämme zahlreiche Verbindungen mit dem interstitiellen Gewebe.

Nach dieser kurzen Schilderung eines Bildes, wie man es bisher erhalten, gehe ich dazu über, die Membrana propria zu beschreiben, wie ich sie nach Anwendung der oben erwähnten Färbungs- und Verdauungsmethoden gesehen habe.

Im Allgemeinen kann man sagen: die homogene Membran ist verschwunden; an ihre Stelle sind feine Fasern von Bindegewebe getreten.

Die Basalmembran der Bowmann'schen Kapsel stellt sich, wenn man eine Anzahl von Schnitten combinirt, dar als eine Hohlkugel aus lauter allerfeinsten, circulären, nach verschiedenen Richtungen verlaufenden Fasern. Diesen liegen erst die flachen Epithelien der eigentlichen Kapsel von Bowmann dicht an. In einem Durchschnitt, besonders klar natürlich an verdauten Schnitten, sieht man einen Ring von Fasern, von dem aus in die Tiefe und nach dem Lumen zu breite Streifen von anderen Fasern abgehen, welche, fortgesetzt, eben die Kugel bilden würden (Taf. IV, Fig. 1). Der Ring ist offen oder geschlossen, je nachdem die Einmündung des Tubulus contortus im Schnitt mitgetroffen ist oder nicht. An vielen Stellen der nur gefärbten Präparate ist diese Faserung verschwommen und undeutlich; hier liegen Reste von angeschnittenen Epithelien ihr noch auf, durch welche man sie durchscheinen sieht; an anderen Stellen ist sie ganz verdeckt durch die unversehrten Epithelien und ihre Kerne. Die Faserung ist offenbar so angeordnet, dass eine Faser erst in einer Ebene circulär läuft, dann umbiegt und in einer anderen Ebene weitergeht, so dass als Resultat ein zierlich geflochtenes Netz entstehen muss. Bei der geringen Stärke des Schnittes wird man natürlich überwiegend nur eine ringförmige Lage von Fasern zu Gesicht bekommen. Ist beim Schnitt das Vas afferens oder efferens des Glomerulus mitgetroffen, so sieht man, wie die Faserwand der Kapsel direct in die Gefässwand übergeht (Fig. 2, Taf. IV). Hier aber wird das Bild durch die Menge der zusammentreffenden Elemente so verworren, dass man den Uebergang des einen in das andere nicht mehr verfolgen kann. Hier klären die verdauten Schnitte in schönster Weise

auf. Die Verdauung mit Pankreatin giebt keine specifische Sonderung von reticulirtem und collagenem Bindegewebe, man wird also beide Arten Fasern in einem Schnitte noch antreffen, aber es ist doch möglich, im einzelnen Falle sie annähernd durch ihr Kaliber und ihre Verlaufsweise zu unterscheiden. Hier an der Umschlagsstelle der Kapselhülle auf den Glomerulus, sieht man nun, wie die Fasern der Basalmembran sich mit den Fasern der Arterien mischen, die Menge aller aber direct nach dem Eintritt der Gefässe sehr schnell abnimmt, so dass an der Theilungsstelle der Arterie eine stärkere Gefässwand schon aufgehört hat, und nur die Capillarwand der Glomerulusschlingen noch übrig bleibt.

Der Aufbau der Wand der Glomerulusschlingen ist schon das Object ausführlicher Untersuchungen gewesen. Nussbaum (7) sagt über dies Thema: „Der Glomerulus hat eine aus abgeplatteten kernhaltigen Zellen zusammengesetzte Gefässwand, die aussen von einer aus epithelialen Zellen zusammengesetzten Hülle bekleidet ist. Die Gefässwand geht in das Endothel der zu- und abführenden Gefässe über, der epitheliale Ueberzug in das Epithel der Bowmann'schen Kapsel.“ Nach ihm und Hedinger (8) ist das kerntragende Epithelrohr nicht in einzelne Zellen differenzirt, und es zeigt durch Faltungen Strichelung und Zähnung. In anderem Sinne äussert sich Hansemann (9), der sich von einer wohl charakterisirten Endothelschicht nicht überzeugen kann, sondern nur „eine einfache Wand mit recht spärlichen Kernen“ annimmt, welcher die Epithelien aufsitzen. Ich habe, um die einzelnen Schlingen mehr zu isoliren, die Niere eines Kaninchens von der Arteria renalis aus unter mässigem Druck mit absolutem Alkohol gefüllt, und dann die davon gemachten Schnitte theils nur gefärbt, theils der Verdauung unterworfen. An den nur gefärbten Praeparaten sehe ich am Querschnitte einer Glomerulusschlinge eine intensiver gefärbte kreisförmige Linie und von ihr ins Lumen abgehend eine undeutlich gestreifte Membran; an längsgetroffenen Schlingen ebenfalls eine streifige Wand mit scharfer Begrenzung an den Rändern. (Fig. 3, Taf. IV). Theils auf der Aussenseite, theils nach dem Lumen zu liegen diesen Membranen Kerne an. In diesen Membranen haben wir das Epithelrohr verbunden mit dem Endothel der Glomerulusschlingen vor uns. Die Streifung der Wand ist sehr regelmässig, so dass sie von einer einfachen Faltung des Epithelrohres wohl kaum herrühren kann. Besonders spricht dafür auch der Befund an den verdauten Schnitten. Beständen die Schlingen nur aus zwei übereinander gezogenen Zellröhren, so müsste der Glomerulus nach der Verdauung, wie alle zelligen Gebilde, ganz verschwunden sein. Er bleibt aber wohl erhalten, nur die Kerne und die früher deutlich sichtbaren Zellen sind nicht mehr im Praeparat vorhanden. An jeder Schlinge zeigt sich eine scharfe Contur als sehr feine Linie, von der ab eine Streifung gerade

wie in den unverdaut gefärbten Praeparaten geht. Man kann von der Theilungsstelle des zuführenden Gefässes und direct von seinen mit der Kapselhülle vereinigten Fasern ab diese scharfe Linie verfolgen. Die Glomerulusschlingen bestehen demnach ausser aus ihren Epithelien und Endothelien aus einer feinen dazwischenliegenden Membran. Die Streifung dieser Membran wurde am deutlichsten in der Niere der Taube gesehen; aber eine klare Auflösung in Fasern trat nie zu Tage, auch nicht bei einer Vergrösserung von 2000 und auch nicht in Praeparaten, welche im übrigen eine ganz vollständige Verdauung aufwiesen. Dieses Verhalten kann durch die übergrosse Feinheit der einzelnen Fasern verursacht werden, jedenfalls aber auch durch das Vorhandensein einer homogenen Substanz, welche der Verdauung mit Pankreatin widersteht. Eine sichere Entscheidung ist zur Zeit nicht möglich. Chrzonsewski (10) glaubt, dass das Endothel (der Capillaren im Allgemeinen) auf einer Membran ruhe, die dem Sarcolemm ähnlich ist. Sarcolemm aber soll nach Chittenden und Ewald (11) auch nach vorheriger Behandlung mit Alkohol von Pankreatin verdaut werden, während die Basalmembran nicht verdaut wird. In der Membran sind sicher zahlreiche Poren vorhanden. Schon Drasch (12) sah (durch Behandlung mit Silbernitrat) an den Gefässen des Glomerulus eine Zeichnung; welche auf eine poröse Beschaffenheit derselben hindeutete. Bindegewebsfasern irgend welcher Art zwischen den einzelnen Schlingen sind nicht vorhanden.

Wenn ich somit meine Befunde über den Glomerulus mit denen der Autoren (s. oben) vergleiche, so würden sie sich im Allgemeinen am ehesten der Ansicht Hanseemann's nähern.

Am Harnpol geht die Membrana propria der Bowmann'schen Kapsel direct in diejenige des Tubulus contortus über: die Fäden des Fasernetzes der Kapsel setzen sich in einen continuirlichen Schlauch aus ebenso feinen Fasern fort. Die Fasern sind dabei äusserst zart und liegen dicht gedrängt einander an; die Zwischenwände zwischen einer Kapsel und den anliegenden Canälchen sowie zwischen den einzelnen Canälchen unter sich sind von sehr geringer Stärke. Die Anordnung des Faserwerkes um die Tubuli contorti ist nicht eine so ausgesprochen netzartige, wie an der Bowmann'schen Kapsel: es herrschen überwiegend die circulären Fasern vor, während Längsfasern weniger vorhanden sind. Auf Längsschnitten sieht man daher dicht liegende, parallel laufende feinste Fäserchen aus der Tiefe herauf-

von ihnen aus- und in sie übergehend, spinnen sich Fasernetze fort, bald enger, bald weitmaschiger; sie mischen sich mit den stärkeren, zum guten Theile collagenen Gewebsbündeln der Blutgefässe; sie bilden um diese und die Lymphgefässe anscheinend leere Netze, welche wahrscheinlich Lymphräume sind, sie schlingen sich um die Bindegewebszellen herum und münden immer wieder in eine Basalmembran. Was zufällig von Gebilden an einander grenzt, Canälchen, Bowman'sche Kapseln, Gefässe, hat immer nur eine Wand und ein System von Fasernetzen trennend zwischen sich. Bindegewebszellen, mit ihren ziemlich grossen, ovalen Kernen und äusserst spärlichem Protoplasma, finden sich zahlreicher in der Umgebung der Kapseln, weniger häufig zwischen die Canälchen eingesprengt.

Von der Tunica albuginea der Niere habe ich einen directen Uebergang von Fasern in die Netze zwischen den Canälchen nie sehen können. Die Membranae propriae der am äussersten Rande gelegenen Canälchen liegen der bindegewebigen Kapsel zwar dicht an, ihre Fasern bleiben aber stets streng von den Gewebszügen dieser gesondert. Eine Vermittelung könnte nur durch die Gefässe erfolgen.

Im weiteren Verlauf der Tubuli contorti wird ihre Basalmembran etwas stärker. Es nehmen besonders die Längsfasern an Menge zu, und das ganze Gewebe wird dichter. So kommt es, dass nach dem Uebergang in den absteigenden Schleifenschenkel die Membrana propria ein enges Geflecht circulärer und longitudinaler Fasern darstellt. Auch die Netze zwischen den Canälchen sind stärker und zahlreicher geworden. Die Gefässe sind hier vermehrt, sind grösser und haben eine dickere Bindegewebshülle. Da auch die faserreichere Membran der anfangenden Ausführungsanälchen das ihre dazu beiträgt, so wird das Bild in den untersten Theilen der Rinde gegen das in den oberen ein ziemlich anderes. Die Zwischenwände zwischen zwei Canälchen bestehen nicht mehr aus einer einfachen Lage von Fasern, sondern jedes Canälchen hat seine besondere, im übrigen stärker als früher gewordene, Wandung. Zwischen denselben liegt hier erst noch ein feines Netzwerk, in welchem die kleinen Gefässe und die Bindegewebszellen aufgehängt sind. An Längsschnitten imponiren die dichten und starken Faserschläuche, welche hier auch an den nur gefärbten, nicht verdauten Praeparaten klar in die Augen springen. An den verdauten Schnitten fallen die Schleifenschenkel, im Gegensatz zu den gewundenen und den ausführenden Canälchen, ausser natürlich durch ihre verschiedene Weite, durch die Unregelmässigkeit ihrer Fasernetze auf. Die einzelnen Elemente, stärkere mit feineren untermischt, laufen wirr durcheinander. Sie halten nicht mehr die Anordnung inne, dass die erst circulär laufenden Fasern in die Längsrichtung umbiegen, wie es noch in den letzten Abschnitten der Tubuli contorti ist, sondern sie laufen spiralgig, dann ein Stück gerade aus, biegen



dann wieder zum Kreise um, so dass zwar ein sehr dichtes, aber auch unregelmässiges Geflecht entsteht. Besonders ausgeprägt sind diese Verhältnisse bei den absteigenden Schleifenschenkeln, während die aufsteigenden schon wieder etwas geordnetere Faserstructur zeigen. Die Ausführungs-canalchen haben eine aus breiteren, vorwiegend circulären Fasern bestehende Wand.

Die Bindegewebszellen sind in diesem unteren Abschnitte der Rinde etwas häufiger als im oberen; sie liegen auch hier in Netze des Zwischengewebes eingebettet.

Verfolgen wir nun die Canälchen in ihrem Laufe nach dem Nierenmarke, so wird das Bild in folgender Weise verändert. Den überwiegenden Theil der einzelnen Elemente stellen die Ausführungs-canalchen; zwischen sie sind, in Bündel zusammengelagert, die Henle'schen Schleifen eingeschaltet, und in den Zwischenräumen beider liegen die zahlreichen Blut- und Lymphgefässe (Taf. IV, Figg. 4 bis 7). Die Membrana propria der Schleifenschenkel behält natürlich ihren Charakter, wie er oben geschildert wurde. Die Wand der ausführenden Canälchen wird gebildet aus dichten und theilweise verhältnissmässig starken Fasern, welche hier aufs deutlichste jene Anordnung zeigen: Nach circulärem oder spiralgem Verlaufe biegt die einzelne Faser um und geht in der Längsrichtung weiter. Wie die Fasern enden, ob sie dann wieder eine Spirale bilden, und wie lang sie überhaupt sind, konnte ich nicht unterscheiden; bei der Feinheit der Schnitte verschwinden sie zu bald aus dem Gesichtsfelde. Oft aber kann man sehen, wie die Fasern erst die Wand des einen Canälchens, dann die eines anderen bilden helfen, oder von einem Canälchen zu einem Gefäss übergehen. War schon in den unteren Theilen der Rinde das Zwischenwerk zwischen den einzelnen Canälen und Röhren vermehrt, so entwickelt es sich jetzt ganz bedeutend. Wirr durcheinandergehende Fäserchen verbinden die einzelnen Theile, zwischen sich unendlich viele kleine Lücken lassend, welche, wie erwähnt, wohl Lymphräume darstellen dürften. Die Endothelrohre der kleineren Gefässe hängen ohne Weiteres in diesem feinfaserigen Netze; die Wand der stärkeren Gefässe dagegen, besonders der Arterien, ist durch zahlreiche dicke collagene Fasern verstärkt. Die Zellen des Bindegewebes verhalten sich auch hier wie in den oberen Theilen, nur sind sie an Zahl vermehrt.

Weiter nach der Papille zu wird das Bild durch das Verschwinden

ordnet. Daher haben die Röhren stärkere Wände und die zahlreichen offenen Räume und Lücken im Zwischenwerk sind verschwunden. Dieses letztere ist im Allgemeinen vermehrt und dichter geworden. Den breiteren Raum zwischen den spärlich gewordenen Ausführungsgängen nehmen die zahlreichen Blutgefässe und Lymphgefässstämme ein.

Das Epithel des Nierenbeckens, das ja schliesslich nur eine Fortsetzung des der grössten Sammelcanäle ist, verhält sich diesem analog. Es ruht auf einer dicken Lage desselben Fasernetzes wie diese; wenigstens, soweit es nicht die Bindegewebskapsel des Beckens auskleidet. Die Capsula adiposa des Hilus hat mit dem reticulirten Gewebe der Niere anscheinend keine Verbindungen. Auch hier lagern die Fasern der äussersten Canälchen zwar dem weissen Bindegewebe der Capsel direct an, aber ein Uebergang scheint mir nicht vorhanden zu sein, obgleich man der zahlreichen eindringenden Gefässe wegen ihn auch nicht mit Bestimmtheit ausschliessen kann.

Bei einem Ueberblick über die Membrana propria und ihrer Verbindungen in ihrer ganzen Länge, fällt vor allem die Ungleichheit ihrer Stärke in den verschiedenen Abschnitten der Harncanälchen auf. Es dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen, dass sie als die vermittelnde Zone zwischen Blutgefässen und Lymphbahnen einerseits und den secernirenden oder aufsaugenden Epithelien andererseits eine wichtige physiologische Rolle spielt, ganz abgesehen von den Verhältnissen, die beim Glomerulus in Betracht kommen. Die trennende Schicht zwischen den Blutcapillaren und den gewundenen Canälchen ist wie beschrieben eine sehr zarte und lockere, hier kann ein directer Austausch zwischen beiden leicht stattfinden. Zwischen Schleifenschenkeln und Blutgefässen wird der Verkehr dagegen mehr mittelbar, da sich hier die durch die zahlreichen Maschen gebildeten Lymphräume zwischenschieben. In den unteren Theilen des Markes ist der Connex zwischen harnführenden und blutführenden Canälen noch bedeutend mehr beschränkt durch die Dichtigkeit und Stärke der dazwischen lagernden Faserzüge.

Um die Wand der Capillaren und kleinsten Gefässe zu bilden, ordnen sich Fasern des allgemeinen Stromas ringförmig und längsverlaufend und ein sehr feines Netz bildend zu Röhren an, denen die Endothelien mit ihren Kernen aufsitzen. Oft sieht man an den verdauten Schnitten dieses Netz in aller Deutlichkeit, oft aber ist es durch irgend eine offenbar noch zurückbleibende und der Verdauung lange Zeit widerstehende Substanz verschwommen und undeutlich. Man kann dann wohl noch die faserige Structur erkennen, aber die Fasern sind breit, in den Conturen verwaschen und von einander nicht streng getrennt. Stets ist aber sehr deutlich sichtbar, dass in der Wand eine Menge feiner Löcher und Poren sich befinden,

gerade wie an den Schlingen des Glomerulus. Die Endothelien sitzen der Wand glatt auf, vielleicht festgekittet durch eben jene schwerverdauliche Substanz.

Die Verbindung der Faserwand der Harnkanälchen mit deren Epithelien vollzieht sich folgendermassen. Die Epithelzellen haben an ihrer peripheren Seite aller kleinste Ausbuchtungen und Einziehungen, denen sich die Fasern der Membrana propria aufs dichteste anlegen. Zwischen die Zellen gehen von der Basalmembran keine Fasern hinein. Neben dieser Art der Befestigung spielen noch eine wichtige Rolle der gewölbeartige Aufbau der Zellen, ihre Turgescenz und der jeweilige Füllungszustand der Canälchen.

Ueber die Natur des Fasernetzes wissen wir, dass es durch Pankreatin nicht verdaut wird. Es kann also nach unseren jetzigen Kenntnissen nur collagenes oder reticulirtes Gewebe sein. Nun entspricht der weitaus grösste für uns vorläufig allein in Betracht kommende Theil des Netzes histologisch nach Dicke der Fasern und ausgesprochener Netzbildung nicht dem collagenen Gewebe, kann also nur reticulirtes Gewebe (Mall) sein.

Dass die Fasern nicht elastischer Natur sind, ergibt eine Färbung mit Orcëin (nach Hoebl). Dieses bringt sonst jedes elastische Fäserchen zur Anschauung: In der Niere sind dabei aber schwarz gefärbte Fasern nur an den Gefässen anzutreffen. Nach Siegfried's (13) Untersuchungen besteht die Faser des reticulirten Gewebes „entweder aus einem mikroskopisch nicht unterscheidbarem Gemenge von Reticulin und Collagen, oder aus einer Substanz, welche beim Kochen mit Wasser in Reticulin und Leim zerfällt.“ Nun enthält aber (nach mündlicher Mittheilung von Professor Spalteholz) die von Siegfried zur Darstellung seines Reticulins benützte Mucosa des Hundedarmes jedenfalls noch eine deutliche Lage collagenen Gewebes. Es war deshalb nicht so leicht zu entscheiden, ob das von Siegfried aus diesem Gewebe hergestellte Collagen von der Beimengung collagenen Fasern herrührte, oder ob es aus den reticulirten Fasern selbst herstammte. Daher schien es wünschenswerth, an anderem Materiale einer Lösung dieser Frage nachzugehen. Ich stellte deshalb folgende Versuche an. Schnitte eines in Alkohol fixirten Nierenstückes, die mit destillirtem Wasser auf dem Objectträger befestigt waren, wurden nach der Verdauung mit Pankreatin zwei Minuten in Wasser gekocht und dann zur Lösung eines sich etwa bildenden

er gewisser Wahrscheinlichkeit als Leim oder leimartig angesprochen werden konnte. Zwischen den Lücken dieser Substanz aber, oder da, sie offenbar durch das warme Wasser schon gelöst war, völlig frei, wickelte sich dasselbe zarte Fasernetz, wie ich es sonst bekommen habe. Dieses Netz besteht jedenfalls aus dem von Siegfried dargestellten Miculin, und es ist damit wahrscheinlich gemacht, dass der aus dem miculirten Gewebe erhaltene Leim wenigstens theilweise nicht von der Mischung von collagenen Fasern herrührt, sondern aus dem reticulirten Gewebe selbst entsteht. Die einzelne Faser ist nach dem Kochen nicht anders, als sie ohne Kochen erscheint. Dies kann daher kommen, dass durch das Kochen die Schrumpfung, welche die Alkoholhärtung unvermeidlich mit sich bringt, wieder ausgeglichen wurde. Das Fasernetz in seiner Gesamtheit ist klarer geworden und durchsichtiger, die einzelnen Fasern liegen einander nicht so dicht an wie sonst. Die Ursache für diese Erscheinung ist einmal sicher die Quellung, welche die Alkoholschrumpfung aufhebt. Man rührte es aber auch daher, dass die bei der Verdauung entstehenden Reste von den feinen Fasern festgehaltenen körnigen Reste, welche durch einfaches Abspülen nur sehr schwer zu entfernen sind, beim Kochen mechanisch entfernt oder auch gelöst werden. Hier stimmen meine Befunde auch vollständig überein (bis auf die verschiedene Schnittstärke) mit den Bildern, welche Mall giebt. Mall hatte Gefrierschnitte genommen, an denen er natürlich gar keine Schrumpfung bekam, und die er auch nach der Verdauung durch Ausschütteln besser von allen körnigen Resten befreien konnte, als es mir durch blosses Abspülen möglich war. An den Endungen der Glomerulusschlingen zeigen sich nach dem Kochen keine Veränderungen; dieselbe streifige, im übrigen homogen aussehende Membran sieht uns jetzt wie ohne Kochen entgegen. Anders verhalten sich die übrigen kleinen Gefässe und die Capillaren. Hier ist nach dem Kochen nur noch die Faserwand zu sehen, von einer zwischenlagernden Substanz aber nichts mehr. Die collagenen Fasern der grösseren Gefässe sind zu einzelnen Köpfen und Fäden gequollen und mehr oder weniger verdaut, je nach der Zeit, die der Schnitt in der Pankreatinlösung verweilt hat. Die elastischen Fasern sind verschwunden. Wurde ein Schnitt vor der Verdauung gekocht, so ergab sich, dass ein grosser Theil aller Fasern verdaut wird; die wenigen noch übrig gebliebenen zeigten dieselbe Beschaffenheit, wie die Fasern, welche nach der Verdauung mit nachfolgendem Kochen erhalten wurden. Dieses Verhalten stimmt überein mit der Angabe von Mall, dass das reticulirte Gewebe nach Kochen durch Pankreatin verdaut wird. Um eine möglichst weitgehende Verdauung zu erzielen wurden Schnitte auf 24 Stunden in warmes Benzin gebracht, dann 24 Stunden in Pankreatin verdaut, darauf

noch einmal für einen Tag in Benzin gewärmt und wieder 12 Stunden lang verdaut. Danach zeigte es sich, dass viele der Fasern angegriffen und mässig gequollen waren; die Färbbarkeit war danach erheblich herabgesetzt. Anscheinend wirkt das lange Verweilen in jenen Flüssigkeiten auch bei mässigen Temperaturen ( $35^{\circ}$ ) so ein, dass auch das reticulirte Gewebe der Verdauung durch Trypsin leichter zugänglich wird. Es ist jedenfalls nicht unmöglich, dass an diesen Erscheinungen Verunreinigungen, eventuell ein geringer Säuregehalt, des gebräuchlichen Benzins die Schuld tragen. Für exacte chemische Untersuchungen würde man sich des Aethers bedienen müssen.

Was das Verhältniss zwischen Fasern und Bindegewebszellen betrifft, so besteht ein Zusammenhang zwischen ihnen offenbar gar nicht. Die Zellen hängen nur in den Netzen des Gewebes wie oben geschildert, ohne dass je eine innigere Verbindung sichtbar wäre. Wenigstens ist das in den Nieren ausgewachsener Thiere so. Im Jugendzustande freilich zeigen die Zellen ein ganz anderes histologisches Verhalten.

In der Niere des jungen Thieres sind aber auch die Faserverhältnisse anders. Zur Untersuchung standen mir Nieren neugeborener Katzen und die eines durch Perforation geborenen Kindes, welche noch lebenswarm fixirt werden konnten, zur Verfügung. Beide zeigen im allgemeinen dasselbe Verhalten und bieten nur wenig Verschiedenheiten. Vor allem fällt an den jungen Nieren ein viel beträchtlicherer Faserreichtum auf, bedingt erstens durch das in der foetalen Niere ja bedeutend stärker vorhandene Zwischengewebe, zweitens durch die grössere Anzahl von Gefässstämmchen und schliesslich dadurch, dass die Harncanälchen bei weitem enger sind, mithin mehr von ihnen in einem Gesichtsfelde liegen als in dem vollständig ausgebildeten Organ. Das Gewebe macht noch vielmehr den Eindruck eines wirklich „reticulirten“: die Netzbildung ist viel ausgesprochener (Fig. 8, Taf. IV). Die Fasern schlingen sich wirr durcheinander, anastomosiren viel, verlaufen spiralig, ringförmig und wieder gerade aus. Die Wand der Canälchen wird noch nicht, wie später, aus den schön regelmässig geordneten Netzen gebildet, sondern sie ist lockerer aufgebaut aus Fasern, die nach allen Richtungen und in allen Ebenen ziehen. Alles scheint darauf eingerichtet zu sein bei einem Wachsen und Weiterwerden der Canälchen nachzugeben und sich auszudehnen.

Die Zellen des Bindegewebes sind bedeutend zahlreicher in dem jungen Organ als im ausgebildeten. Sie tragen fast alle den foetalen Charakter

und legen sich ihnen dicht an. Häufig liegen Spindelzellen ganz eng geschmiegt an die Fasern der Membrana propria, so dass diese durch die Fortsätze selbst gebildet zu werden scheint. Sternförmige Zellen liegen meistens zwischen mehreren Canälchen und schicken ihre Ausläufer nach allen Seiten hin; oder es senden radiär zu den Canälchen gestellte Spindelzellen einen Fortsatz gerade auf diese zu, der aber, an der Membrana propria angekommen, umbiegt. An vielen Stellen sieht man an langgetroffenen Canälchen eine grosse Menge spindelförmiger Zellen parallel wie in Reihe und Glied der Basalmembran aufliegen. Manchmal sind auch da, wo sich das Epithel von der Membran abgehoben hat, durch diese hindurch Zellen sichtbar, die ihr von aussen her dicht anliegen. Oftmals ist es jedoch durch die Unvollständigkeit der Membran nicht zu entscheiden, ob nicht die Fasern der Basalmembran einfach Ausläufer der Bindegewebszellen sind; aber die Befunde in den verschiedenen Schnitten sprechen dagegen, und machen es klar, dass sich nur die Fortsätze und Fasern verflechten.

Ueber den histologischen Aufbau der Glomeruluschlingen konnte ich mich an den Schnitten junger Nieren nicht mehr in Erfahrung bringen, wie es bei denen erwachsener. Die Structur der einzelnen Schlinge ist dieselbe, nur lassen sich vom Vas afferens und mit ihm verschmolzen von der Membrana der Bowman'schen Kapsel aus Fasern weiter in den Glomerulus hinein verfolgen. Sie gehen hier über die Theilungsstelle des zuführenden Gefässes hinaus bis auf die Anfänge der ersten Zweiggefässe. Weiterhin konnte ich aber Fasern ebensowenig mit Sicherheit sehen, wie beim Menschen. Nebenbei sei erwähnt, dass das Gewebe in der Niere des neugeborenen sich beim Kochen genau so verhält wie in der Niere des erwachsenen.

Ueber Verschiedenheiten im Aufbau der Membrana propria der Harncanälchen bei den verschiedenen Thierspecies ist wenig zu sagen. Beim Menschen, bei der Katze und beim Kaninchen sind die Verhältnisse fast dieselben; nach Befunden bei ihnen ist auch die oben gegebene Schilderung anzuwenden.

In der Niere vom Schwein fällt die verhältnissmässig geringe Anzahl und die Stärke der Fasern auf. Sie sind breit und liegen, wenigstens in den Rindentheilen, wenig dicht an einander. Im Mark, besonders in den inneren Theilen, bilden sie starke Ringe und Netze; die Fasern sind hier so dicht gedrängt, dass man die einzelnen nicht isolirt sehen kann. Die Gefässe zeichnen sich durch grossen Reichthum an jedenfalls collagenem Bindegewebe aus. Der Glomerulus zeigt dieselbe Structur wie beim Menschen. Bindegewebszellen sind nicht reichlicher vorhanden als bei anderen Species.

Die Niere der Taube hat wenig Zwischengewebe zwischen den Harncanälchen. Die dichteren Faserrohre der Membrana propria sind untereinander nur durch ein lockeres Netz verbunden. In den Rindentheilen haben auch hier zwei benachbarte Canälchen immer nur eine Wand ohne trennendes Zwischenwerk. Die Basalmembran der Bowman'schen Kapsel ist verhältnissmässig stark und besteht aus dicken Fasern. Der Glomerulus der Taubeniere hat die Eigenthümlichkeit, dass von den zu- und abführenden Gefässen aus Fasern weiter über die Theilungsstelle hinausgehen als bei anderen Thieren, die Schlingen selbst aber haben schliesslich keine andere Structur als oben beschrieben.

Von Reptilien und Amphibien wurden nur Ringelnatter und Frosch untersucht. In ihren Nieren, die sich in den hier interessirenden Theilen fast gleich verhalten, ist das Zwischengewebe sehr gering; die einzelnen Schläuche sind fast isolirt. Die Anordnung der Fasersysteme ist sehr regelmässig, und es herrschen dabei Ringfasern vor. Die einzelnen Abtheilungen der Canälchen zeigen bezüglich der Stärke der Wandung nur ganz geringe Unterschiede. Die Glomerulusschlingen lassen auch hier nur eine streifige, aber sonst homogene Membran erkennen.

---

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen, nochmals kurz zusammengefasst, sind folgende:

Die Membrana propria der Harncanälchen besteht aus lauter feinen rings- und längsverlaufenden Fasern, welche nur eine etwas stärkere und regelmässiger angeordnete Lage des interstitiellen reticulirten Gewebes der Nieren sind.

Die Faserlagen sind in den verschiedenen Abtheilungen der Harncanälchen verschieden stark und dicht. Sie sind äusserst fein um die Bowman'schen Kapseln und die Tubuli contorti. Um die Schleifenschenkel werden sie stärker und zeigen weniger regelmässige Anordnung; und um die Ausführungsgänge schichten sie sich zu dichten concentrischen Zügen.

Die Gefässschlingen des Glomerulus bestehen aus einer streifig erscheinenden homogenen Membran, welche an ihrer Innenseite Endothel-

Die Fasern hängen mit den spindelförmigen Zellen des Bindegewebes zusammen; nirgends gehen deren Ausläufer in sie über. Die Zellen sind in ihnen nur mehr oder weniger dicht auf.

Auch in der Niere des Neugeborenen ist ein organischer Zusammenhang zwischen Bindegewebszellen und den Fasern des reticulirten Gewebes zu erkennen.

Die Fasern lassen sich durch Kochen in eine anscheinend leimartige, eine die faserige Structur beibehaltende, wahrscheinlich das Reticulin M. Siegfried darstellende, Substanz zerlegen.

Der durch Kochen aus dem reticulirten Gewebe erhaltene Leim stammt wenigstens theilweise wohl aus den reticulirten Fasern selbst.

### Litteraturverzeichnis.

1. W. His, Die Häute und Höhlen des Körpers. *Akademisches Programm*. Leipzig 1865.
2. Stöhr, *Lehrbuch der Histologie*. 7. Aufl.
3. Kölliker, *Gewebelehre*. 5. Aufl.
4. Citirt nach v. Davidoff.
5. v. Davidoff, Untersuchungen über die Beziehungen des Darmepithels zum Bindegewebe. *Archiv für mikrosk. Anatomie*. Bd. XXIX, 1896.
6. a) F. Mall, Das reticulirte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebszellen. *Abhandlungen der k. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften*. Math.-physik. Classe. Leipzig 1891. Bd. XVII. Nr. 4. b) *Reticulated tissue and its relation to the connective tissue fibrills From the Johns Hopkins Hospital Reports*. Baltimore 1896.
7. Nussbaum, Zur Kenntniss der Nierenorgane. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. 1886. Bd. XXVII.
8. Heding, *Ueber den Bau der Malpighi'schen Gefäßknäuel der Niere*. Dissertation. Breslau 1888.
9. Hanseman, Zur pathologischen Anatomie der Malpighi'schen Körperchen der Nieren. *Virchow's Archiv*. 1887. Bd. CX.
10. Citirt nach Ranvier. *Technisches Lehrbuch der Histologie*. Leipzig 1888.
11. Citirt nach Mall.
12. Drasch, *Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften*. Wien 1881.
13. M. Siegfried, Ueber die chemischen Eigenschaften des reticulirten Gewebes. *Monatsschrift für Naturgeschichte*. Leipzig 1892.



## Erklärung der Abbildungen.

(Taf. IV.)

Die Figuren sind vom Verfasser mit Wiedergabe der Farben des Praeparates ausgeführt. Die Umrisse wurden mit Compensationsocularen und dem Zeichenspiegel von Abbé, die Einzelheiten mit dem Zeiss'schen Stereoskopocular freihändig gezeichnet. Tubuslänge 160 mm. Homogene Oelimmersion 3 mm. Zeiss.

**Fig. 1.** Schnitt durch eine Bowman'sche Kapsel mit Glomerulus und Längsschnitt durch den einmündenden Tubulus contortus. Niere vom Hund. Pankreatinverdauung. Oc. 4. Vergr. 500fach.

**Fig. 2.** Schnitt durch die Vasa afferens und efferens des Glomerulus. Die Schlingen sind nur zum Theil ausgeführt. Niere vom Hund. Pankreatinverdauung. Oc. 4. Vergr. 500fach.

**Fig. 3.** Schnitt durch einen Glomerulus einer Kaninchenniere, die von der Arterialis aus mit absolutem Alkohol gefüllt war. Hämatoxylin-Säurefuchsin. Oc. 4. Vergr. 500fach.

**Fig. 4.** Längsschnitt durch den oberen Theil des Nierenmarkes vom Hund. Pankreatinverdauung. *a* = ausführendes Canälchen. *b* = Schleifenschenkel. *c* = Blutgefäß. Oc. 4. Vergr. 500fach.

**Fig. 5.** Längsschnitt durch den oberen Theil des Nierenmarkes vom Kaninchen. Fixirung nach Bethe. Hämatoxylin-Säurefuchsin. *a* = ausführendes Canälchen. Das Epithel ist abgehoben und der Schnitt zwischen ihm und der Membrana propria geführt, so dass man nur letztere sieht. *b* = absteigender Schenkel einer Henle'schen Schleife, der mehrere Male angeschnitten ist. *c* = Blutgefäße. Oc. 4. Vergr. 500fach.

**Fig. 6.** Querschnitt durch denselben Theil einer Kaninchenniere. Fixirung in Chrom (s. Text). Hämatoxylin-Säurefuchsin. Bezeichnung wie in Fig. 4. Oc. 4. Vergr. 500fach.

**Fig. 7.** Querschnitt durch das Mark einer Hundeniere. Pankreatinverdauung. Bezeichnung wie in Fig. 4. Oc. 6. Vergr. 700fach.

**Fig. 8.** Schnitt durch die Grenzschicht des Nierenmarkes vom menschlichen Neugeborenen. Pankreatinverdauung. Bezeichnung wie in Fig. 4. Oc. 4. Vergr. 500fach.

# Ueber die Entwicklung der collagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugethieren.

Von

**W. Flemming**  
in Kiel.

(Hierzu Taf. V u. VI.)

Die Litteratur über den Gegenstand, von Schwann's Arbeiten beginnend, ist bekanntlich äusserst reichhaltig. Sie hat aber in mehreren der früheren Arbeiten und noch neuerdings in derjenigen A. Spuler's (1) eine so ausführliche Analyse erfahren, dass ich für das hier zu Beschreibende darauf verweisen kann und mich begnügen darf, nur die neuesten Untersuchungen zu besprechen.

Auch bei diesen handelt es sich um die alte Frage, ob die Bindegewebsfibrillen „cellulär oder intercellulär“ entstehen. In einer Arbeit von 1891 (2), die auf Untersuchung der sehr grossen Bindegewebszellen des peritonealen Bauchfells der Salamanderlarve fusste, war ich zu der ersten Ansicht gelangt. Allerdings war es auch an diesen Zellen im ruhenden Zustand nicht sicher auszumachen, ob die feine Streifung, die man an ihnen und ihren Fortsätzen erkennt und die ohne Zweifel der Anlage von collagenen Fibrillen entspricht, in den Zellenleibern oder eben noch daneben liegt. An Zellen aber, die in mitotischer Theilung stehen und die man gerade im Bauchfell, während die Fibrillenbildung im Vorschreiten ist, recht reichlich findet, kann man mit voller Sicherheit sehen, dass das erstere der Fall ist; denn diese in Mitose stehenden Zellen erhalten in diesem Zustand erstens eine dickere und compactere Form gegenüber derjenigen des Ruhezustandes, zweitens gehen sie die eigenthümliche, am vorigen Orte näher beschriebene Veränderung ein, welche ihren Leib und namentlich die Structuren darin stärker färbbar macht, und diese — die

jungen Fibrillen — präsentiren sich deshalb an Tinctionspraeparaten mit grosser Deutlichkeit und lassen sich bei stärksten Vergrösserungen unverkennbar als noch im Zellkörper gelegen feststellen; denn sie erscheinen bei derselben Einstellung, bei der man auch die Fasern der Polstrahlung sieht.

Sonach konnte ich die Ergebnisse Lwoff's (2), der bei Arbeiten am jungen Bindegewebe von Säugethieren zu dem Schluss gekommen war, dass die Fibrillen sich an der Oberfläche der Zellen anlegen, dahin erweitern, dass ihre Anlage vielmehr noch in den peripheren Theil des Zellenleibes selbst fällt.

F. Reinke hat dann in seinen „Zellstudien“ (5), welche einen Abschnitt über die Bildung collagener und elastischer Fasern enthalten, meine Angaben in allem Wesentlichen bestätigt gefunden.

Schon kurz vorher (4) und weiter auf der Anatomenversammlung von 1895 in Basel (6) ist F. Merkel wiederum für eine extracelluläre Anlage der Fibrillen eingetreten, in demselben Sinne, in dem v. Kölliker<sup>1</sup> dieselbe aufgefasst hatte. Merkel arbeitete an der Nabelschnur und den Fingersehnern menschlicher Embryonen. In der ersteren sah er, bei sechs-wöchentlichen Embryonen, lediglich ein Zellnetz mit Gallertsubstanz in den Maschen, noch keine Fibrillen. „Nach kurzer Zeit treten in der Gallertsubstanz Fasern auf, welche mit den Zellen zuerst in gar keiner nachweisbaren Beziehung stehen. Ein Einfluss der Zellen scheint erst etwas später einzutreten, indem diese mehr und mehr die Verlaufsrichtung der Bündel bestimmen; die Längsaxe derselben stellt sich derjenigen der Zellen parallel. Doch wird man nicht übersehen, dass erst festzustellen sein würde, ob nicht eine Grundursache auf Zellen und Fasern in gleicher Weise richtend wirkt. Zuletzt füllt sich die Gallertsubstanz so sehr mit Fasern an, dass diese bis dicht an die Zellen heranreichen. Nun aber folgt eine neue Ausscheidung von Gallertsubstanz, durch welche die Fasern wieder von den Zellen abgehoben werden. In ihr geht dann wieder eine Faserbildung vor sich, ganz wie das erste Mal.“ An den Fingersehnern liegt nach Merkel die Sache viel weniger klar, da sich hier keine Gallertsubstanz findet, und die jungen Fibrillen den Zellkörpern dicht anliegen. Doch hat Merkel auch hier nichts gefunden, was ihn auf eine directe Umwandlung des Zellprotoplasmas in leimgebende Fibrillensubstanz schliessen

Untersuchungsverfahren wandte er besonders Behandlung mit der Mischung, welche Ramon y Cajal für die schnelle Golgi-Methode angegeben hat. Mit meinem oder dem Hermann'schen Osmiumgemisch gelang es nicht, einwandfreie Präparate zu erhalten.

In einer Arbeit von 1895 (7) äusserte Waldeyer, dass er durch Anwendung des Ranvier'schen Verfahrens (subcutane Injection von Farbstoffen) beim Igel Bilder gewonnen hat, die ihn veranlassen müssen, sich Bezug auf die vorliegende Frage auf meine Seite zu stellen.

In jüngster Zeit ist eine ausführliche Arbeit A. Spuler's (9) erschienen, welcher namentlich mit der von Merkel benutzten Methode und wie dieser das Säugethiergewebe gearbeitet hat (Katze, Schaf und Mensch); es wurde sowohl die Nabelschnur, als verschiedene Partien des Körperbindegewebes untersucht. Er hat sich speciell an die Untersuchung der Bindegewebszellenleiber um die Zeit der Fibrillenanlage gehalten und findet, dass die Leiber in diesen Leibern erfolgt; es sind in ihnen unzweifelhafte Streifungen zu erkennen, von sehr zarten an, die aus Körnchenreihen zu bestehen können, aber weiterhin mit deutlichen Fäserchen zusammenhängen (z. B. Spuler's Fig. 9) bis zu deutlicheren, theils parallelen, theils netzförmigen Fibrillenzügen, wie sie viele seiner Abbildungen zeigen. Er deutet seine Befunde dahin, dass die Fibrillen im Protoplasma der Zellen gebildet und dann frei werden, indem dieses sich von ihnen zurückzieht.

Ich war schon vor dem Erscheinen von Spuler's Untersuchung mit diesen hier mitzutheilenden Arbeiten beschäftigt und hatte deren wesentliche Resultate gewonnen. Da Spuler's Befunde, so viel mir scheint, auch für Säugethiergewebe bestimmt zeigen, dass die erste Anlage von Fibrillen in der Substanz der Bindegewebszellen erfolgt, oder dass doch mindestens nichts gegen diese Annahme spricht, so war ein grosser Theil meiner Aufgabe hierdurch erledigt, und ich habe mir deshalb ein Eingehen auf die ersten Anfänge der Fibrillenbildung bei Säugethieren nahezu ganz erspart. Wenn ich trotzdem meine Ergebnisse mittheile, so geschieht es einmal, weil Spuler weniger auf die Erklärung der abweichenden Befunde eingegangen ist, die Merkel namentlich am Nabelstrang gewonnen hatte. Nach dieser Beschreibung sieht man hier die Fibrillen deutlich neben den Zellen in der Gallertsubstanz auftreten. Ich konnte ohne Weiteres annehmen, dass Merkel dies nicht mit solcher Bestimmtheit angegeben haben würde, wenn es nicht irgendwie danach aussähe. Ich habe hierfür auch einer Aufklärung gesucht, indem ich ebenfalls bei Säugethierembryonen einige Prüfungen vornahm. Ausserdem aber wünschte ich die Beschreibung der fibrillenbildenden Zellen des Salamanderbauchfells nach neuen Objecten etwas specieller zu geben, weil ein Punkt, auf den es dabei wesentlich ankommt, von den seitherigen Autoren nicht besonders in Betracht gezogen

worden ist und auch weil ausserdem jene Arbeit an einem weniger zugänglichen Orte steht.

Die Frage, ob beim Salamander die Fibrillen in der Substanz der Zellen angelegt werden, scheint mir eigentlich schon im bejahenden Sinne entschieden zu sein. Merkel hat ja bereits geäussert,<sup>1</sup> dass er die Richtigkeit meiner betreffenden Abbildungen nicht bezweifle. Ob ihm meine damals in Basel vorgelegten Praeparate überzeugend gewesen sind, weiss ich zwar nicht, ich selbst aber und Andere, denen ich sie zeigte, können sie nicht anders finden. Die jungen Fibrillen liegen an den in Mitose befindlichen Zellen sicher innerhalb der Zellensubstanz, denn, wie schon erwähnt wurde, man sieht sie bei derselben Einstellung, bei der auch die Fasern der von den Polen ausgehenden Strahlung zu sehen sind. Es handelt sich auch nicht etwa bloss um einige wenige Praeparate;<sup>2</sup> mir lagen schon für jene citirte Arbeit einige Dutzend solcher Zellen vor und an zahlreichen neuen Objecten vom Bauchfell der Salamanderlarve<sup>3</sup> sind seitdem noch viele hinzu gekommen.

Die auf Taf. V abgebildeten Praeparate sind sämmtlich nach Objecten aus Chromosmiumessigsäure gezeichnet. Das Urtheil Merkel's, dass es mit dieser oder mit der Hermann'schen Lösung nicht gelinge, einwandfreie Praeparate zu erhalten, kann jedenfalls auf die hier dargestellten und überhaupt auf solche von Amphibiengewebe nicht zutreffen, denn worauf es ankommt, ist ja, dass die Fibrillen klar und deutlich dargestellt werden, und das ist in diesen Praeparaten überall der Fall, auch wo sie blass sind; in den sich theilenden Zellen, wo sie stärker gefärbt sind, präsentiren sie sich natürlich noch schärfer. Auch bei Säugethiergewebe habe ich nach allen meinen bisherigen Erfahrungen stets mit diesen Osmiumgemischen recht gute Conservirungen von Fibrillen gefunden. Doch wird Merkel jenes Urtheil ja gewiss nicht ohne Grund geäussert haben. Ich kann einstweilen nur vermuthen, dass bei seinen Versuchen die Behandlung mit den Gemischen vielleicht nicht prolongirt genug gewesen sein mag; ich pflege die Praeparate mindestens einige Wochen, meistens einige Monate darin zu lassen.

<sup>1</sup> A. a. O. S. 44.

<sup>2</sup> Ich bemerke dies in Bezug darauf, dass von Merkel in der Discussion geäussert wurde, man könne nicht ohne Weiteres von einem Praeparat auf die Entwicklung des Bindegewebes im Ganzen schliessen.

An den Zeichnungen der Praeparate sind die Tinctionsverhältnisse auf Farben vereinfacht; dies weicht insofern vom Object ab, als an diesem Fibrillen und achromatischen Fasern blasser roth gefärbt sind als die Kerne und die Körnchen in den Zellen, stellenweise auch ganz entfärbt, doch sich auch so völlig deutlich darstellen. Ferner ist bei der angegebenen Methode (Dreifachbehandlung, s. Erklär.) die Tinctionsart nicht jedem Praeparat genau die gleiche; die Chromosomen sind bald (bei starker Extractionswirkung) roth, bald violett oder nahezu dunkelblau, die Fibrillen sowie die Spindelfäden und Fäden der Polstrahlungen manchmal roth, manchmal bläulich, manchmal bräunlich oder braungrau; auch die Centralkörper bald roth, bald mehr braun. Die Zellsubstanz an gelungenen Praeparaten gelblichbraun, ungefähr in dem Ton, wie ihn die Abbildungen auf Taf. V geben. — Es sind dies Schwankungen, welche ich schon früher an anderem Orte<sup>1</sup> besprach und die weiter auch Reinke<sup>2</sup> erwähnt hat. Die Dreifachbehandlung ist eben ein eigenthümliches und räthselhaftes Verfahren und M. Heidenhain hatte ganz Recht, wenn er eine „curiose Procedur“ nannte.<sup>3</sup> Es ist ja ganz selbstverständlich, wenn wenigstens habe ich darüber nie im Zweifel gestanden — dass dabei eigentlich differenzirende Tinction erst bei der Behandlung mit dem sauren Orange im Praeparat selbst eintritt. Dies kann gewiss so geschehen, dass durch die Wirkung des Orange auf die im Praeparat imprägnirten Vorfarben neue neutrale Farbstoffe entstehen, welche, im Uebermuss des sauren Orange löslich, eine vollständige Neufärbung der vorgelegten Theile bedingen; dies ist, so viel ich sehe, M. Heidenhain's<sup>4</sup> Meinung. Reinke<sup>5</sup> hat versucht, durch Mischung von Orange- und Gentianafärbung einen neutralen Farbstoff herzustellen und mit der so entstehenden Lösung (später auch mit filtrirter) zu färben. Die Praeparate, die er mir freundlich sandte, sind so gut gefärbt wie meine besten, die dem alten Wege hergestellten, allerdings auch nicht besser; sie zeigen, wie Reinke selbst es beschreibt, eben dieselben Varianten in der Tinction, auch Chromosomen roth und Spindel blau oder violett, bald umgekehrt, bald Mischfarben. Wenn bei der Mischung der beiden Lösungen in der That nur ein neutraler Farbstoff entsteht, so müsste man diesem also wohl ebenfalls polychrome Eigenschaften zuschreiben. Ich habe mit der Reinke'schen Modification, wohl aus Mangel an Uebung, noch keine guten Er-

<sup>1</sup> *Archiv für mikroskopische Anatomie*. 1891. S. 296; vgl. auch *ebenda*, 1891. Anmerkung S. 685 ff.

<sup>2</sup> *Ebenda*. 1894. Bd. XLIII. S. 262.

<sup>3</sup> Neue Untersuchungen über die Centralkörper. *Ebenda*. 1894. S. 658.

<sup>4</sup> A. a. O.

<sup>5</sup> A. a. O. S. 262.

folge gehabt, von chemischer Seite keinerlei bestimmten Aufschluss über die Vorgänge bei dieser Färbung erhalten können und mich also einstweilen an den Satz gehalten, dass Probiren über Studiren geht. Dem Ausspruch Reinke's aber, dass „das Orange bei dieser Färbung nicht als Farbstoff wirke, sondern als Differenzierungsmittel, ähnlich wie salzsaurer Alkohol“, möchte ich mich nicht anschliessen. Denn erstens bekommt man beim Ausziehen mit salzsaurem Alkohol eben ja keine solche Differenzierungen, wie bei Anwendung von Orange, und zweitens erhält man bei Anwendung der Dreifachbehandlung in der ursprünglich von mir angegebenen Art die vorher erwähnten und hier dargestellten Gelbbraunfärbungen der Zellsubstanz, die man doch wohl auf eine färbende Wirkung des Orange schieben muss.

Was die Figuren auf Taf. V zeigen sollen, ist, dass die jungen Fibrillen innerhalb der Zellsubstanz liegen. Dies ergibt sich erstens durch die Einstellung: genau bei derselben Schraubenstellung, bei der man die Polkörper und die von ihnen ausstrahlenden Radiärfasern sieht, hat man auch Fibrillen in der umgebenden Zellsubstanz vor sich. Ferner aber ergibt sich dasselbe durch den Vergleich der Anordnung, welche die Fibrillen in den verschiedenen Stadien der Mitose zeigen.<sup>1</sup> An ruhenden Zellen nämlich sieht man eine straffe parallele Faserung, von der es, wie ich schon a. a. O. gesagt habe, nicht ganz sicher entscheidbar ist, ob sie innerhalb oder ausserhalb des eigentlichen Zellkörpers liegt. In den ersten Phasen der Mitose (Fig. 1) verdickt sich schon der flache Zellkörper um etwas, und jetzt kann man schon entscheiden, dass die Fibrillen in ihm liegen; in diesen Anfangsphasen sind sie entweder gerade so straff-parallel wie in der Ruhe, oder zeigen leichte Schlängelungen. In den folgenden Metaphasen aber (Figg. 2, 3) kann man sowohl im Zellkörper selbst, als in seinen Ausläufern die ausgezeichnetsten Schlängelungen der Fibrillen finden, manchmal bis zu dem Grade, dass sie förmliche Schleifen bilden (Fig. 2, 3). Die Ursache ist ganz klar: der Zellkörper contrahirt sich während der Mitose und sucht sich der runden Form zu nähern, und demnach müssen die in seinem Umfang gelegenen Fibrillen, ihrer Elasticität gemäss, geschlängelte Lagerungen annehmen. Geht man weiter zu den Anaphasen (Fig. 4), so hat jetzt diese Contraction des Zellkörpers nachgelassen und die Fibrillen

Es fällt allerdings auf, dass nur ein Theil der in Metaphase befindlichen Zellen die starken Schlängelungen der Fibrillen zeigt, wie Figg. 2 u. 3. Andere kann man finden, bei denen die letzteren gerade oder nahezu so verlaufen. Aber man bemerkt auch sofort, dass Zellen letzterer Art lange nicht in dem Grade zusammengezogen sind, wie die mit den geschlängelten Fibrillen, und die einfache Aufklärung dieses Verhaltens ergibt sich aus der Kenntniss der Mitose. Wie ich nach Beobachtung lebender Zelltheilungen beschrieben habe,<sup>1</sup> wechseln während der Mittelphasen (Sternform bis zur Metakinese) Zustände mit einander ab, in denen die Kernfigur bald eine plattgedrückte, bald eine rund ausgedehnte Form hat, und die ich dort vergleichsweise als „Systolen und Diastolen“ bezeichnet habe. Während bei den Epithelzellen, an denen ich damals arbeitete, die Totalform des Zellkörpers dabei weniger gut zu controliren ist, ergibt sich bei diesen flachen Zellen des Bauchfelles, dass die „Systole“ einer stärkeren Contraction des Zellenleibes, die „Diastole“ einer zeitweiligen Wiederausdehnung desselben entspricht. Im ersteren Falle werden also die Fibrillen darin geschlängelt, im zweiten mehr gerade zu finden sein, und die verschiedenen Bilder erklären sich einfach dahin, dass bei den einen Zellen der erstere, bei den anderen der letztere Zustand durch die Fixirung getroffen worden ist.

Durch das Beschriebene wird auch einem Einwurf begegnet, den Disse<sup>2</sup> gegen meine frühere Beschreibung geäußert hat. Er meinte, es sei eine Täuschung deshalb nicht ausgeschlossen, weil in Folge der Erhärtung eine Verklebung (zwischen Zellsubstanz und eventuell nur ihr anliegenden Fibrillen) stattgefunden haben könne. Die Schlängelung der Fibrillen in den in Mitose stehenden Zellen und ihre Abwesenheit in ruhenden zeigt ja aber klar, dass die Fibrillen intra vitam in jenen ersteren Zustand gekommen sein müssen, und also im Zellenleib liegen, nicht aber bloss mit ihm verklebt sind.

Ich bemerke aber noch besonders, dass ich — wie schon in der früheren Arbeit — keineswegs annehme, die Fibrillen bildeten sich überall im ganzen Zellkörper; es scheint dies vielmehr nur im peripheren Theil desselben zu geschehen, und zwar sieht es aus, als ob es hier am Bauchfell nur einseitig aufträte. Wenn man bei ruhenden Zellen an Stücken, die die freie Fläche mit dem oft sitzengebliebenen Endothel nach oben kehren, mit hoher Einstellung beginnt und allmählich tiefer geht, so sieht man zuerst



gleich grossen Vacuolen<sup>1</sup> durchsetzter Zellsubstanz, und dann erst Fibrillen. Dies gelingt übrigens nur bei Tinctionen, bei denen diese Zellsubstanz stärker gelblich gefärbt ist, was nicht immer eintritt.

In den Mittelphasen und bis in die Anaphasen hinein findet man bei scharf gelungenen Tinctionen um die Mitosen her und theilweis noch in ihnen die tingiblen Körnchen, die von Reinke<sup>2</sup> entdeckt sind; ich hatte in meiner früheren Arbeit noch nicht darauf geachtet. In meinen Figuren auf Taf. V sind sie hier wiedergegeben. Sehr vielfach liegen sie, zumal in den Metaphasen, aufgereiht zu welligen oder geknickten Fädchen, doch sind auch dann immer viele einzelne vorhanden; oft finden sich grössere, die Gruppen von kleineren zu sein scheinen. In ruhenden Zellen und auch in den Anfangsphasen der Theilung kann ich nichts Sicheres von ihnen sehen; dies ist noch kein Beweis, dass sie in diesen nicht da sind, denn wie Reinke richtig bemerkt, ist in solchen alle Structur schwerer zur Darstellung zu bringen und zur Demonstration dieser Körnchen gehören äusserst scharfe Färbungswirkungen, wie sie bei der Dreifachbehandlung immerhin nicht sehr oft vorkommen. Reinke vermuthet, dass diese Körner das Material zum Aufbau der Fibrillen abgeben könnten. Dann müsste man sie aber eben nur bei den Mitosen von jungen Bindegewebszellen finden. Ich sehe nun aber z. B. an Hodenzellen, die in Mitose stehen (Osmiumgemisch-Eisenhaematoxylinpräparate von Dr. Meves), in den betreffenden Stadien Körner, die mir ganz den eben erwähnten zu entsprechen scheinen; wenn dies der Fall ist — was ich jedoch noch weiterer Untersuchung vorbehalten möchte — so würde sich obige Deutung offenbar nicht durchführen lassen.

Ausserdem muss ich es vor der Hand für ganz möglich halten, dass diese Körnermassen aus dem Kern stammen können. In den Kuäuelformen des Kernes zu Anfang der Mitose sieht man zwischen den chromatischen Fäden jene feinen Fadenwerke, die ich früher mehrfach beschrieben habe<sup>3</sup> und aus denen ich grösstentheils die Bildung der Kernspindel ableite; sie sind dann von Reinke in seiner zweiten Arbeit an Tinctionspräparaten genau studirt, und dieser Forscher kommt bezüglich ihres Verhältnisses zu der Spindelbildung im Wesentlichen zu der gleichen Ansicht. An Präparaten, die mit der Dreifachbehandlung hergestellt und recht scharf gefärbt

<sup>1</sup> In den Figuren fortgelassen.

<sup>2</sup> *Archiv für mikroskopische Anatomie*. 1894. Bd. XLIII. S. 386.

<sup>3</sup> *Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung*. S. 222 ff., 227 ff., Figg. 33—36, Taf. III a.

Ich sehe ich nun an diesen feinen Fadenwerken in den engen und lockeren Ausläufern zahlreiche Körnchen anhaften, die ebenso gefärbt sind wie hier in Rede stehenden, und es scheint mir vorläufig, als ob letztere ihnen ableitbar wären (Fig. 1, Taf. V), obschon dann wohl eine fortwährende Vermehrung derselben angenommen werden müsste. Ich möchte den Gegenstand, der ja nur theilweise hierher gehört, noch zu weiterer Untersuchung vorbehalten.

Schliesslich noch ein Wort über die Continuität der Fibrillen von Zelle zu Zelle. Ich habe in der früheren Arbeit, ebenso wie vor mir Lwoff, selbstverständlich angenommen dass die Fibrillen auch an den Ausläufern entlang, die eine Zelle zu der andern schickt, continuirlich fortwährend gebildet werden, wie dies ein Blick auf meine dortige Tafel (Figg. 1 und 2) zeigt. Dass es so sein muss, steht wohl ausser Zweifel. Wenn ich in meiner Arbeit den Ausdruck gebraucht habe, man sähe die Fibrillen im Zellleibe in Continuität mit denjenigen, die sich weiterhin ausserhalb des Zellleibes befinden, so war dies also nicht ganz exact ausgedrückt; ganz ausserhalb von Zellleibern liegen die Fibrillen eben nirgends, sie liegen stets an den Ausläufern angeschlossen, die die eine Zelle der anderen zusendet, und sind eigentlich Theile der Substanz dieser Ausläufer. Reinke (5, S. 395) hat eine Schwierigkeit darin gefunden und hat sie zu erklären gesucht, dass beim Längenwachsthum der Zellen, bzw. bei der Theilung derselben die Fibrillen der Länge nach in Continuität sind und bleiben, da sie doch in kürzerer Form angelegt werden, als sie sie später haben. Ich glaube, dass diese Schwierigkeit nicht besteht. Denn wir müssen doch wohl den Fibrillen eine gewisse Plasticität zuschreiben, die sie befähigt beim Wachsthum des Gewebes mitzuziehen, das ja doch sehr langsam erfolgt — allmählich in die Länge gedehnt werden. Wenn diese Vorstellung eine Schwierigkeit hätte, so würde sie übrigens ganz ebenso bei der Annahme einer extracellulären Fibrillendichtung bestehen. Denn wenn ich mir z. B. die Sehne eines jungen Embryo ansehe und annehmen will, ihre Fibrillen bildeten sich frei neben den Zellen in einer ausgeschiedenen Substanz, so haben diese Fibrillen also in jenem Zustand eine bestimmte Länge, und später haben sie die doppelte, dreifache und vierfache; sie müssten also auch in diesem Fall eine allmähliche Streckung erfahren haben.

Eine Frage, die ich noch nicht vollständig beantworten kann, ist die, was geschieht mit den Fibrillen, die in einer Zelle gebildet wurden, bei der Theilung dieser Zelle? Alle alle zeitweilig im Zwischenkörperchen zusammengefasst werden und dann erst nach geschehener Theilung wieder ausbreiten, oder ob sie gleich ausserhalb der Trennungsstelle der Zelle verbleiben, und die vom Zwischen-

körperchen ausgehenden Fasern nur die bekannte,<sup>1</sup> von diesem ausgehende Strahlung repräsentiren. Ich kann hierüber noch nichts Bestimmtes aussagen, denn ich habe noch kein einziges solches Trennungsstadium, das hinreichend scharf gefärbt ist um zu zeigen, ob noch Fasern von einer zur anderen Tochterzelle vorbeilaufen, muss also die Frage noch offen lassen.<sup>2</sup> An eine Trennung der schon gebildeten Fibrillen bei der Theilung der Zelle ist jedenfalls nicht zu denken.

Das intracelluläre Auftreten von Fibrillen im Körper der embryonalen Bindegewebszelle muss ich hiernach, wie früher, für den Salamander als erwiesen ansehen. Ebenso scheinen mir die Bilder und Beschreibungen, welche Spuler vom Säugethiergewebe giebt, nicht anders als in diesem Sinne gedeutet werden zu können. Aber ich erkenne an, dass hierin noch nicht eine Widerlegung der Ansicht Merkel's enthalten ist. Vom Standpunkte dieser Ansicht kann man immerhin sagen: es ist zuzugeben, dass in den jungen Bindegewebszellen sich faserige Differenzirungen bilden, die möglicherweise auch zu bleibenden Fibrillen werden können; aber es bleibt dabei bestehen, dass der grösste Theil der zur Entwicklung kommenden Fibrillenmassen doch daneben in einer nicht-cellulären Grundsubstanz angelegt wird.

Merkel hat die letztere Meinung ganz besonders auf das Gallertgewebe gestützt, in welchem bekanntlich neben den Zellen eine reichliche klare Zwischensubstanz existirt; in dieser sieht er die Fibrillen auftreten. Derartige Objecte hatte ich also gleichfalls zu controliren.

Ich habe dafür, wie später besprochen wird, auch das Nabelstranggewebe von Säugethieren herangezogen, habe aber zunächst und besonders ein Object benutzt, das mir zunächst näher zur Hand lag, und das jenen gegenüber den Vorzug der Grosszelligkeit hat. Bei der Salamanderlarve giebt es sowohl in den Kiemenblättern<sup>3</sup> als in der Schwanzflosse ein „Gallertgewebe“ schönster Art: es besteht im jüngsten Zustand aus verästelten mit den Ausläufern zusammenhängenden Zellen, mit reichlicher homogener

<sup>1</sup> Flemming, Neue Beiträge u. s. w. II. Theil. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. 1891. S. 691. Figg. 12, 13, 15 und viele seitherige Abbildungen Anderer.

<sup>2</sup> Das Präparat nach dem Fig. 8 Taf. IX in *Internationale Zeitschrift* ...

Substanz; in älteren Stadien sind die verästelten Zellen darin ganz reichlich, aber lockerer vertheilt, und die früher klare Substanz durchsetzt massenhaften feinen und feinsten Fibrillenbündeln.

Ich schalte hier ein, dass ich niemals einen Grund habe einsehen können, diese Gewebeform, und ebenso das vollkommen ähnliche junge Bindegewebe des Nabelstranges und anderer Orte beim Säugethierembryo, dem besonderen Namen „Gallertgewebe“ oder „Schleimgewebe“ zu beilegen, vielmehr diesen Ausdruck geflissentlich vermieden und mich in diesem Sinne schon früher ausgesprochen habe. Denn es unterscheidet sich dieses Gewebe vom fertigen Bindegewebe lediglich dadurch, dass es in großen Maschen in verschiedener Masse eine mucinhaltige Substanz, in entweder flüssigem oder doch nahezu flüssigem Zustand enthält, welche Substanz im ausgewachsenen Zustand verloren geht. Alle Uebergänge von dieser Reichlichkeit derselben bis zu ihrem Verschwinden lassen sich in der Entwicklung verfolgen. Diese Substanz kann auch im Erwachsenenalter auftreten, wie bei der Fettatrophie, mit Bezug auf welche Virchow deshalb von einer „Umwandlung von Bindegewebe in Schleimgewebe“ gesprochen hat, oder in pathologischen Geschwülsten. Aber überall ist derartige Gewebe weiter nichts als ein oedematöses Bindegewebe, dessen interstielle Flüssigkeit sich von Wasser oder Salzlösung nur durch ihren Mucininhalt — der wohl auch noch nicht überall festgestellt ist — unterscheidet. Und ich kann in der That nicht einsehen, weshalb ein solches Gewebe es verdient, in den Lehrbüchern durch den Namen Schleimer Gallertgewebe als eine besondere Form der Binde-Substanzen unterschieden zu werden: hauptsächlich eben deshalb nicht, weil diese Infiltration ein vorübergehender Zustand ist, den man bei der Verfolgung des Gewebes in seinen Entwicklungsstadien ganz allmählich verschwinden sieht.

Ich kehre zur Beschreibung zurück. Wenn man das Kiemenblättchen einer jungen Salamanderlarve von 2—3 cm abschneidet und rasch aufgelegt in physiologischer Kochsalzlösung<sup>1</sup> betrachtet, so sieht man in dem Bindegewebe — abgesehen von Gefäßen, Nerven und Leukoocyten — das in

<sup>1</sup> Oder auch in Wasser; doch scheint es mir, dass in diesem eher Veränderungen auftreten als in Kochsalzlösung. Man kann, um das Bild des frischen Gewebes länger konserviren, auch das Kiemenblatt mit sehr verdünnter Osmiumsäure (etwa 0.1 Proc.) kurz fixiren und in Wasser untersuchen; die Fibrillen erscheinen dann nur etwas verhärtet. Nach solchem Praeparat ist Fig. 6 gezeichnet. Nach etwa einem Tag folgt dann eine Nachdunkelung des Epithels, wodurch die Bilder undeutlicher werden. Auch an Kiemenblättern von Larven aus Chromosmiumessigsäure oder Herrmann'scher Lösung, ohne weitere Färbung in Wasser untersucht, kann man die Ausläufer des Epithels und die Fibrillen (s. im folgenden Text) sehen, doch ist auch hier die Dunklung des Epithels hinderlich.

Fig. 5, Taf. VI gezeichnete Bild: ein sehr zierliches Netz von verästelten Zellen, deren Körper, wo sie irgend dicker sind, eine am frischem Praeparat verwaschene und kaum bemerkbare, nach Fixirung deutlichere Längsstreifung zeigen und die mit ihren Ausläufern in deutlichstem Zusammenhang stehen; die Zwischenräume sind eingenommen von völlig klarer durchsichtiger Masse.

Wenn man statt dessen das Kiemenblatt einer älteren Larve von 3 bis 5 <sup>cm</sup> ebenfalls frisch untersucht, so zeigt sich folgender Unterschied: in den Räumen zwischen den Zellen, die beim vorigen Praeparat leer erschienen, sieht man jetzt massenhafte feine Fibrillenbündel. Da ein sehr grosser Theil von ihnen nahezu senkrecht zu den Flächen des Kiemenblattes läuft, wie dies Querschnitte (s. unten) zeigen, so sieht man am flachliegenden Kiemenblatt bei den meisten Einstellungen meistens punktförmige optische Querschnitte dieser Fibrillenbündel (Fig. 6a). Man erhält zunächst ganz den Anschein, als seien diese in der homogenen „Gallertsubstanz“ zwischen den Zellen aufgetreten.

Bei genauerem Nachsehen wird dies aber schon zweifelhaft. Denn man kann an den gleichen Praeparaten bemerken, dass die scharfen optischen Quer- und Längsschnitte und stellenweisen Längsbilder des Fibrillenwerkes nicht das Einzige sind, was man zwischen den Zellen sieht, sondern dass es noch zahlreiche zartere Ausläufer der Zellen giebt, welche sie verbinden, und dass die Fibrillen, mindestens zum sehr grossen Theil, in diesen liegen (Fig. 6a). Um dies näher zu controliren, thut man am Besten an feinen Schnittserien der Kiemenblätter zu arbeiten. Die Serien wurden an Paraffinpraeparaten theils von Kiemenblättern gemacht, die mit Osmiumgemisch fixirt und mit Delafield'schem Haematoxylin stark (mehrere Tage) durchgefärbt waren, theils nahm ich sie von ebenso fixirten ungefärbten Objecten und tingirte sie auf dem Objectträger nach M. Heidenhain's Eisenhaematoxylinmethode.<sup>1</sup> Man sieht an solchen Praeparaten, dass ein grosser Theil der Zwischenräume zwischen den Zellkörpern von einem feinen Ausläuferwerk der letzteren durchsetzt wird, das mit dem Wachsthum an Dichtigkeit zuzunehmen scheint. Und die Fibrillen, die sich bei dem Verfahren durch etwas schärfere Färbung abheben, liegen nun vielfach diesem Ausläuferwerk an oder darin (Fig. 9). Allerdings ist dies nicht überall der Fall, stellenweise sieht man auch Abschnitte von Fibrillen anscheinend frei aber es lässt sich doch nicht sagen, dass, wo letzteres der Fall ist,

In Summa, es scheint mir also hier kein Grund für die Annahme vorzuliegen, dass die Fibrillen extracellulär in der homogenen Masse auftreten wären; sie können durchweg an und aus den Zellen und ihrem Ausläuferwerk entstanden sein, welches dabei grossentheils sich und nach aufgebraucht werden mag, welches aber zunächst, während der Fibrillenbildung, eine Massenvermehrung zu erfahren scheint. Beim Vergleich junger und älterer Stadien ist es nämlich unverkennbar, dass die Fibrillen in den ersteren dichter bei einander liegen und verhältnissmässig kürzere verbindende Ausläufer haben wie in den letzteren. Man hat sich die Vorgänge bei dieser Ausläufervermehrung wohl offenbar so vorstellen, dass die Zellen, während sie allmählich mehr aus einander rücken, ihre Verbindungsbrücken zu immer feineren und immer zahlreicheren Verzweigungen ausziehen. Dies wird übrigens noch dadurch complicirt, dass bald hier bald da Theilungen der Zellen eintreten.

Wenn es sich also in diesem Gallertgewebe so verhält, so liegt die Frage nahe, ob es nicht auch in dem des Nabelstranges ebenso sein könnte. Ich habe darüber zunächst an zwei Nabelsträngen Prüfungen angestellt. Der jüngste menschliche, den ich einstweilen (durch die Güte des Herrn Kollegen Graf Spee) erhalten konnte, gehörte einem Embryo von nahezu 10 cm Länge an, war also etwa aus der achten Woche, um zwei Wochen älter als diejenigen, bei denen nach Merkel's Befund noch keine Fibrillen zu sehen sind. Der andere, jüngere, war von einem Rindsembryo von 8 bis 9 mm Länge, also etwa aus der vierten Woche. Ersterer war in Zenker'sche Lösung, letzterer in Kalibichromat eingelegt. Von beiden wurden Querschnittserien gefertigt und mit Haematoxylin oder Eisenhaematoxylin gefärbt.

An diesem letzteren Nabelstrang finden sich bereits recht reichliche Fibrillenbündel. Da Merkel, wie gesagt, an sechs Wochen alten menschlichen Embryonen noch keine solchen gefunden hat, muss man wohl annehmen, dass deren Auftreten beim Rind relativ frühzeitiger erfolgt; Merkel selbst bemerkt ja, dass der Nabelstrang bei verschiedenen Thieren nicht unwesentliche Modificationen zeige. Die Fibrillen finde ich nun aber bei dem Rindsnabelstrang nirgends freiliegend. Die Zellen, welche bei länger Conservirung in Kalibichromat allerdings nicht schön erhalten, aber doch ganz kenntlich sind, hängen durch recht dichte Ausläufernetze zusammen (Fig. 7a) und an diesen, wie auch an den Zellkörpern selbst entlang, finden sich an Querschnitten von circa 5  $\mu$  die Fibrillen gelagert, wie dies die stärker vergrösserte Fig. 7b zeigt. Die Menge der Fibrillen

ist im Ganzen in der Nähe der Centralgefässe sowie in der Nähe der Aussenfläche grösser als mitten zwischen beiden.

Der menschliche Nabelstrang von der achten Woche zeigt sehr reichliche Fibrillen; auch hier finde ich keinen Grund, der eine extracelluläre Bildung derselben annehmen liesse. Ebenso wie beim Rind sind zwischen den Zellen reichliche Ausläufernetze vertheilt, vielfach noch dichter wie dort; an ihnen entlang hat man Fibrillenbündel theils schon von recht grobem Caliber, theils in allen Abstufungen bis zu feineren herab (Fig. 8a bei schwacher, Fig. 8b bei starker Vergrösserung).

Es kann nun allerdings noch die eine Frage bleiben: ob die Ausläufernetze, die man bei diesen Nabelsträngen an den Reagentienpraeparaten findet, vielleicht überhaupt Gerinnungen sein könnten, Niederschläge in der ausfüllenden mucinhaltigen Flüssigkeit. Dies lässt sich einstweilen weder widerlegen noch beweisen. Man müsste dafür ganz frisches Nabelstranggewebe controliren und sehen, ob sich daran das Ausläuferwerk in gleicher Dichtigkeit erkennen liesse; und selbst wenn dies nicht der Fall sein sollte, wäre das auch noch kein Beweis für die Unnatürlichkeit dieser Structuren, da ein grosser Theil derselben zu blass sein könnte, um im frischen Zustande sichtbar zu sein. Aber jedenfalls muss ich es sehr unwahrscheinlich finden, dass sie Kunstproducte sein sollten. Erstens mit Hinblick auf das Gallertgewebe des Kiemenblattes der Salamanderlarve: denn hier sieht man dieses Ausläufernetzwerk im lebenden Zustand ziemlich in derselben Ausdehnung wie am fixirten und gefärbten Object. Und zweitens unter Berücksichtigung der oben beschriebenen fibrillenbildenden Zellen des Bauchfells bei Salamandern: hier kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die jungen Fibrillen noch innerhalb der Substanz der Zelle liegen, es wird also der nächstliegende Schluss sein, dass sie in den Säugethiernabelsträngen auch nicht frei in der homogenen Substanz auftreten, sondern dass die Ausläufer und Brücken, an und in denen man sie an Reagentienpraeparaten findet, natürliche Verbindungen der Zellen und nicht Gerinnungen sind. Selbstverständlich kommen dafür weiter auch die Befunde Spuler's, die sich ja ebenfalls auf Säugethiere beziehen, in Betracht.

Mir fehlen allerdings bis jetzt Stadien des menschlichen Nabelstranges, welche auf die nach Merkel noch fibrillenlosen Zustände folgen, also Stadien etwa von der siebenten Woche, und ich kann also nicht behaupten, dass die Angabe dieses Forschers, die Fibrillen träten hier zunächst extracellulär auf, nicht zuträfe. Aber ich kann doch versuchen, für diese Angabe zunächst eine anderweitige Erklärung zu finden, die mit meinen Befunden nicht in Widerspruch sein würde. Nach Merkel's Beschreibung würde, so viel ich sehe, das Auftreten von Fibrillen im menschlichen

belstrang alsbald ein recht reichliches sein; berücksichtigt man die relativen Verhältnisse beim Menschen, denkt man sich die Räume zwischen den Zellen erheblich dichter als in Fig. 8 a, mit Ausläufern und Fibrillen gefüllt, und nimmt man endlich hinzu, dass die benutzten Methoden vielleicht das Ausläuferwerk weniger deutlich, als die meinigen, gezeigt haben, so kann ich mir wohl vorstellen, dass es Merkel ganz den Eindruck gemacht hat, als wären hier die Fibrillen frei zwischen den Zellen getreten. Immerhin muss ich diese Frage aus Mangel an Material offen lassen, und kann nur betonen, dass an meinem zwei Wochen älteren Nabelstrang die Lage der Fibrillen in und an den Zellen und ihrem Ausläuferwerk ausser Zweifel ist und keine derselben sich in der klaren Masse befinden, die die Lücken füllt. Alles, was ich gesehen habe, spricht also für die celluläre Entstehung der Fibrillen auch bei Säugethieren.

Das Bedenken, welches Merkel bei der Besprechung der Fingernägenentwicklung äussert: „es würde sich, ohne die Annahme einer intercellulären Fibrillenbildung, kaum erklären lassen, dass der die Zellen umgebende Fibrillenmantel immer dicker werde, ohne dass die Zellen ganz verbraucht werden, was doch nicht geschehe“ — könnte nur dann in Betracht kommen, wenn man sich die Zellen als Individuen vorstellt, die nur für alle Mal mit einem bestimmten Substanzmaterial ausgestattet wären. Das ist aber doch gewiss nicht anzunehmen. Ich halte die Annahme für selbstverständlich, dass jede Zelle in einem wachsenden oder überhaupt thätigen Gewebe selbst wachstums- oder regenerationsfähig ist, und während, wie in diesem Falle, einen Theil ihres Leibes zu geformten Substanzen umgestaltet, den übrigen Theil fortdauernd wieder vergrössern kann. Damit ist es ganz ebenso, wie an den Sehnen, auch am Nabelstrang oder im lockeren Bindegewebe, oder bei der Knochenentwicklung, oder — wenn wir andere Beispiele heranziehen wollen — bei Drüsenzellen, welche Secretstoffe produciren oder bei Pflanzenzellen, welche Cellulosemembranen bilden. Die producirtten Massen — Intercellularsubstanz, Secret, Cellulose — sind in dem Verhältniss zu den producirenden Zellkörpern meistens von so weit überwiegender Masse, dass es gar nicht möglich ist anzunehmen, die Zelle sollte zur Hervorbringung dieser Massen bloss mit einem einmal mitgekommenen Material gewirthschaftet. Sie hat eben einen Stoffwechsel und ist im Stande zu wachsen, während sie producirt.

Ein Einwand gegen die intracelluläre Fibrillenbildung, der mir immer besonders gewichtig erschienen ist, der aber, wie ich aus der Litteratur entnehmen glaube, fast in Vergessenheit gerathen zu sein scheint, ist schon vor sehr langer Zeit von Ranvier (1) geltend gemacht worden. Wenn man bei einem neugeborenen Kaninchen einen Längsschnitt durch die Achillessehne und den noch knorpeligen Calcaneus macht, so sieht man in



ersterer die Reihen der Sehnzellen und sieht diese an der Knorpelgrenze in die Gruppen von Knorpelzellen übergehen. In der Intercellularsubstanz zwischen diesen Zellen setzen sich die Sehnfibrillen an der Knorpelgrenze noch bis eben in den Knorpel fort. Die Fibrillen sind doppeltbrechend, die Intercellularsubstanz des Knorpels einfachbrechend; im polarisirten Licht ergibt sich, dass erstere an dieser Stelle allmählich spitz auslaufen, so dass ihre Enden hier nicht mit Zellen in Berührung stehen, sondern von den benachbarten Knorpelzellen noch durch Knorpelgrundsubstanz getrennt sind. Hierin findet Ranvier den Beweis: „Que les faisceaux tendineux prennent naissance dans l'intérieur même de la substance cartilagineuse, et que celle-ci, pour devenir du tissu fibreux, subit peu à peu une condensation et une fibrillation qui la rendent biréfringente.“

Dies sieht auf den ersten Blick gewiss sehr schlagend aus; aber ich glaube doch nicht, dass dadurch eine primäre Entstehung von Fibrillen aus Zellsubstanz ausgeschlossen wird, auch wenn sie nicht anderweitige Stützen hätte. Zunächst ist ein neugeborenes Kaninchen ja entwicklungsgeschichtlich betrachtet schon ein sehr altes Thier: es liesse sich sehr wohl annehmen, dass die Fibrillenbündel zunächst früher von Sehnzellen gebildet worden sind, dass nachher die Bildung von Knorpel gegen die Sehne zu fortgeschritten ist unter Umwandlung der Zellen der letzteren in Knorpelzellen, und dass die von diesen aus entstandene Knorpelgrundsubstanz die Fibrillenden von den Zellen abgedrängt hat, so dass sie nun frei in ihr aufhören. Es wäre aber auch noch eine andere Auffassung möglich. Wir wissen ja jetzt lange, was Ranvier damals noch nicht bekannt war, dass die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels nicht structurlos, sondern feinfibrillär ist. Es wäre möglich, dass dort, wo man beim neugeborenen Thier die Fibrillenbündel frei im Knorpel endend findet, vorher nur hyaline Knorpelsubstanz gewesen ist, und dass unter der Einwirkung des Muskelzuges, die beim Neugeborenen schon lange bestanden hat, die Sehnbündel eine Umwandlung der feinen einfachbrechenden Knorpelfibrillen in gröbere und gestreckte, doppeltbrechende Sehnfibrillen bewirkt haben können. Das Ranvier'sche Argument ist also nicht ausschlaggebend.

Zum Schluss möchte ich bei dieser Gelegenheit sagen, dass ich mir die Bindegewebsfibrillen nach ihrer Anlage keineswegs als eine tote oder inerte Substanz denke, ebenso wenig wie ich diese Auffassung von den Inter-cellularsubstanzen überhaupt habe. Nach dem hier Dargelegten und Anderem scheint mir allerdings die Annahme berechtigt, dass die Fibrillen stets im Zellenleib entstehen und jede weitere Production ein Nachschub von dieser Seite ist. Wir wissen selbst dies nicht bestimmt, d. h. wir wissen nicht, ob die zunächst cellular gebildeten Fibrillenmassen nicht etwa auch eigene Wachsthumfähigkeit mit bekommen und sogar ihre Fäserchen vermehren

können. Denn was hier entsteht, ist eben doch nur ein metamorphosirter Theil des Zellenleibes, der als Territorium eigentlich zu diesem Leibe zu gehören fortfährt; es ist in keiner Weise auszuschliessen, dass ihm, also der Intercellularsubstanz, eigener Stoffwechsel, eigene Umwandlungs- und Vermehrungsfähigkeit zukommt. Wenn man die Wachsthumsercheinungen der elastischen Fasern ansieht, so scheint mir solche Annahme sogar mit Nothwendigkeit gemacht werden zu müssen; sie verdicken sich und wachsen vielfach, wie man zu sagen pflegt, durch Intussusception, ohne dass irgendwie ersichtlich wäre, dass diese Vergrößerung durch die Thätigkeit einer Zelle erfolgte. Was für die elastischen Fasern gilt, kann möglicher Weise auch für die collagenen Fibrillenbündel gelten; jedenfalls das, dass sie und ihre Zwischensubstanz fortfahren zu leben und Stoffwechsel haben, wie die Zelle, von der sie producirt sind und von der sie eigentlich doch ein integrierender Theil bleiben. Insofern, allerdings auch nur insofern, kann man Grawitz's bekannte Anschauungen über die Intercellularsubstanzen motivirt finden. — Wir sehen zwar bei den einzelnen collagenen Fibrillen nicht, dass sie an Dicke wachsen, und nach den Kenntnissen, die wir von der Entwicklung des Bindegewebes haben, liesse sich hier noch überall die Massenvermehrung dieser Fäserchen durch Nachschub von der producirenden Zelle aus erklären. Anders ist es jedoch bei den Bindegewebsfasern der Chordascheiden, die von Epithel (Chordaepithelzellen) gebildet werden. Hier sieht es nach den Untersuchungen v. Ebner's (8) ganz danach aus, „dass die bereits differenzirten leimgebenden Faserbündel noch selbstständig weiter wachsen, nachdem sie bereits weit abgedrängt sind von den Plasmakörpern der Epithelzellen, aus welchen sie ursprünglich hervorgegangen sind“.<sup>1</sup> Und wenn das hier vorkommt, so ist es vollkommen möglich, dass es sich im Bindegewebe ebenso verhält. Aber das thut der cellulären Bildung der Fibrillen — die ja auch v. Ebner in dem eben angezogenen Fall völlig anerkennt — keinen Eintrag, wenn man, wie ich es thue, die Intercellularsubstanz nicht auffasst als eine von den Zellen unabhängig gewordene Zwischenmasse, sondern als einen umgewandelten Theil ihrer Leiber.

---

Auf die Entwicklung der elastischen Fasern, mit der sich Reinke (5) und Spuler (9) beschäftigt haben, beabsichtige ich in diesem Aufsatz nicht einzugehen.

elastischen Fasern finden kann, dass aber in diesem Alter in anderen Gegenden des Bindegewebes schon solche existiren, wovon ich mich z. B. im Gewebe der Mesenterialwurzel überzeugt habe. Die Fasern sind hier bei scharf gelungener Dreifachbehandlung stark braunroth gefärbt und laufen geradlinig, nur in grösseren Abständen verästelt, durch das Gewebe, während wie gesagt im benachbarten Parietalbauchfell derselben Thiere noch nichts von solchen ersichtlich ist.

Kiel, 18. October 1896.

---

#### Nachträgliche Bemerkung.

Nach dem Abschluss erschien V. v. Ebner's Arbeit,<sup>1</sup> in welcher der Verfasser für ein selbständiges Wachsthum der Fibrillenbündel in den Chordascheiden des Näheren eintritt.

Nach dem, was hier soeben auf S. 186 und 187 gesagt ist, stehe ich mit dieser Anschauung gewiss nicht im Widerspruch und nehme nur an, dass die erste Anlage von fibrillärer und fibrillenbildender Substanz eine celluläre ist; was, nach seiner S. 512 und nach dem Inhalt der folgenden Seiten, auch v. Ebner nicht im Princip zu läugnen scheint.

---

<sup>1</sup> Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1896. Bd. LXII.

---

### Litteraturverzeichnis.

Es sind fast nur die letzten Arbeiten angeführt; für die übrigen wird auf Spuler (9), Lwoff (2) und die dort citirten Titel verwiesen.

1. L. Ranvier, *Traité technique d'histologie*. 1875. p. 407 ff.
2. L. Lwoff, Ueber die Entwicklung der Fibrillen des Bindegewebes. *Sitzungsberichte der Wiener Akademie*. M.-n. Classe. 1889. 98. Abth. Bd. III, 5. S. 184.
3. W. Flemming, Zur Entwicklungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. *Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medicin*. Festschrift, Rudolf Virchow gewidmet. Berlin 1891. Hirschwald.
4. F. Merkel, in *Verhandlungen der Naturf. Versammlung in Nürnberg*. Th. 2. Hälfte. S. 399.
5. F. Reinke, Zellstudien. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Mai 1894. XLIII. S. 384 ff.
6. F. Merkel, Zur Histogenese des Bindegewebes. *Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Basel*. 1895. S. 41.
7. W. Waldeyer, Ueber Bindegewebszellen, insbesondere über Plasmazellen. *Sitzungsberichte der k. pr. Akademie der Wissenschaften*. Berlin 1895. Nr. 34, 35. 751.
8. V. v. Ebner, Ueber den feineren Bau der Chorda dorsalis bei Myxine u. s. w. *Sitzungsberichte der Wiener Akademie*. M.-n. Classe. 1895. Bd. CIV. S. 124 (speziell S. 138).
9. A. Spuler, Beiträge zur Histologie und Histogenese der Binde- und Stützsubstanz. *Anatomische Hefte*. Sommer 1896. I. Abth. H. 21 (Bd. VII, H. 1) S. 117.

## Erklärung der Abbildungen.

(Taf. V u. VI)

### Taf. V.

Bindegewebszellen aus dem parietalen Bauchfell der Salamanderlarve, Chromosmiumessigsäure, Dreifachbehandlung mit Safranin-Gentiana-Orange (wie an den im Text citirten Stellen beschrieben). Fig. 1 mit Zeiss Apochrom. 2<sup>mm</sup> 1·40, Oc. 8, die übrigen mit Oc. 6 gezeichnet.

Die Figuren sind auf zwei Hauptfarben schematisirt; an den Praeparaten liegen etwas wechselnde Färbungen der Fibrillen und auch der Chromosomen vor (s. Text).

**Fig. 1.** Mitteltheil einer Zelle im Spiremstadium der Kernfigur, Kernmembran nur noch eben bloss erhalten; in der Kernfigur blasse Stränge mit rothgefärbten Körnchen. Fibrillen im Zellkörper fast geradlinig.

**Fig. 2 u. 3.** Zellen in Metaphase (Stern und Metakinese der Kernfigur). Zellkörper contrahirt, Fibrillen darin deshalb in geschlängelten Lagen. Körnchen um die Kernfigur.

**Fig. 4.** Zelle nach der Trennung. Die Fibrillen haben sich wieder der geradlinigen Anordnung genähert.

### Taf. VI.

**Fig. 5.** Verästelte Bindegewebszellen im Kiemenblatt der Salamanderlarve nach dem überlebenden Praeparat, von einer jüngeren Larve (s. Text).

**Fig. 6.** Ebenso, von einer älteren Larve, leicht mit dünner Ueberosmiumsäure fixirt. *a*) bei nur wenig wechselnder Einstellung, *b*) aus mehreren Einstellungen combinirt. In dem Ausläuferwerk der Zellen sieht man in *a*) optische Quer-, Schräg- und Längsschnittchen von feinen Fibrillenbündeln; in *b*) sind diese mehr im Zusammenhang dargestellt.

**Fig. 7.** Aus Querschnitten des Nabelstranges eines Rindsembryo von 8 bis 9<sup>mm</sup>. *a*) bei schwacher Vergrößerung, oben Umbilicalarterie, unten Aussenfläche. Bindegewebszellennetz. *b*) Stück dieses Netzes stark vergrößert (Apochromat): Fibrillen darin; Maschen frei von solchen Kalibichromat, starke Hämatoxylinfärbung.

**Fig. 8.** Querschnitt vom Nabelstrang eines menschlichen Embryo von ca. 2<sup>cm</sup>. Wie daneben, *a*) bei schwacher, *b*) bei starker Vergrößerung, *b*) zeigt die Fibrillen in den Zellen und ihrem Ausläuferwerk. Zenker'sche Lösung. Eisenhämatoxylin.

**Fig. 9.** Feiner Querschnitt durch Kiemenblatt einer älteren Salamanderlarve, Chromosmiumessigsäure, starke Hämatoxylinfärbung. Auf beiden Seiten Epithel. Zwei Durchschnitte von Bindegewebszellen, verschiedentliche Durchschnitte ihres Ausläuferwerks, darin und daran Fibrillen; diese an beiden Seiten senkrecht gegen die Epithelseite gerichtet (vergleiche die optischen Querschnitte in Fig. 6*a*). Apochrom. 2<sup>mm</sup> 1·40. Oc. 8.

# Ueber die Entstehung des Müller'schen Ganges in Amphibien.

Von

J. F. Gemmill,

Assistenten an der anatomischen Lehrkanzel der Universität Glasgow.

(Hierzu Taf. VII u. VIII.)

Die Entstehung des Müller'schen Ganges ist einer der interessantesten Punkte in der vergleichenden Embryologie, sowohl weil dieser Gang unter den Wirbelthieren ein so allgemeines und wichtiges Organ ist, als auch weil sein Ursprung bei den verschiedenen Classen etwas verschieden zu sein scheint.

So fanden Semper und Balfour, dass bei den Elasmobranchiern der Müller'sche Gang seine Entstehung durch Abschnürung der ventralen Enden des Wolff'schen Ganges hat. Andererseits wird bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren allgemein angenommen, dass der Müller'sche Gang, wenigstens in dem grösseren Theil seiner Ausdehnung, ganz unabhängig von dem Wolff'schen entsteht.

Die Amphibien bilden eine Classe, welche zwischen den obigen zu liegen scheint. In Bezug auf Urodela meinen Fürbringer (Salamandra) und Hoffmann (Triton), dass der Müller'sche Gang in seiner ganzen Ausdehnung durch Abschnürung von dem Wolff'schen gebildet wird. Bei Ichthyophis sagt Semon, dass der Müller'sche Gang ohne Beziehung zu dem Wolff'schen entsteht.

Bei den Anuren sind nach Hoffmann (Rana Temporalia) die beiden Gänge in ihrer Entstehung unabhängig von einander mit Ausnahme einer kurzen Strecke vor der Spitze des Wolff'schen Körpers, wo der Müller'sche Gang durch Spaltung des Wolff'schen gebildet wird. Andererseits behauptet Schneider, dass bei Rana temporalia der Müller'sche Gang in seiner ganzen Ausdehnung als unabhängiger Wuchs ventral zu dem Wolff'schen Canal entsteht.

In diesem Aufsatz wünsche ich die Ergebnisse von Untersuchungen in *Triton punctatus* (Urodela), *Rana temporaria* und *Pelobates fuscus* (Anura) darzulegen, welche unternommen wurden um zu bestimmen:

1. die Art der Entstehung des Müller'schen Ganges;
2. die Art der Entstehung der vorderen Oeffnung des Müller'schen Ganges und die Beziehungen dieser Oeffnung zu dem Pronephros und seinen Wimpertrichtern.

#### a) Allgemeines.

Der Müller'sche Gang ist eine Structur, welche sich in Amphibien verhältnissmässig spät entwickelt. So erscheinen im *Triton punctatus* die ersten Anlagen kurz bevor die äusseren Kiemen Zeichen der Rückbildung zeigen, zur Zeit wo der junge Triton vom Mund zum After ungefähr 14<sup>mm</sup> misst. Bei *Rana temporaria* erscheinen die ersten Anfänge am Ende der Metamorphose wenn der Schwanz fast ganz verschwunden ist. Bei *Pelobates fuscus* dagegen erscheint er eine ziemliche Weile vor dem Ende der Larvenperiode. Es ist hierbei bemerkenswerth, dass bei *Pelobates* im Gegensatz zu *Rana temporaria* die Differenzirung der Geschlechtsdrüsen auch vor dem Ende der Metamorphose stattfindet.<sup>1</sup> Im Allgemeinen genommen kann man behaupten, dass die Differenzirung der Geschlechtsdrüsen und die erste Erscheinung des Müller'schen Ganges ungefähr zur gleichen Zeit vorkommen. Aber wie bei den geschlechtlichen Drüsen existirt auch hier kein genaues Verhältniss zwischen dem Alter oder der Grösse irgend eines Embryos und dem Grad der Entwicklung des Müller'schen Ganges. Und sogar in ein und demselben Embryo kann auf der einen Seite der Müller'sche Gang bedeutend weniger vorgeschritten sein als auf der anderen.

Der Müller'sche Gang wird zuerst an seiner vorderen Extremität sichtbar, und von da wächst er langsam rückwärts zur Cloaca. Dieser Process nimmt eine bedeutende Zeit in Anspruch. So wurden bei einer Anzahl von Fröschen, welche einen Monat nach der Vollendung der Metamorphose untersucht wurden, mehrere gefunden, bei welchen der Müller'sche Gang die Cloaca noch nicht erreicht hatte.

Sowohl bei *Triton* als bei *Rana* hat die Verknöcherung schon begonnen, bevor die Müller'schen Gänge ausgewachsen sind, und es ist nothwendig, ehe man Schnittserien macht, zu entkalken.

Bei Amphibien während der Larvenperiode ist der Pronephros (Vorniere)

h eine verschiedene Anzahl von Wimpertrichtern (zwei, selten drei bei on, drei bei Rana) und in Verbindung mit ihm ragt ein grosser vaserer „Glomerulus“ in den vorderen Theil der Leibeshöhle. Dieser nerulus in den Urodelen wird später durch das Wachsthum eines legewebefortsatzes eingekapselt, welches den kleinen vorderen, den nerulus enthaltenden Theil der Leibeshöhle von dem Hauptraum ab- esset. Bei den Anuren wird der Glomerulus nicht eingekapselt, sondern t frei und besteht eine geraume Weile, nachdem der Pronephros rück- ddet wird.

Der gewundene Canal des Pronephros führt hinten in den Wolff'schen segmentalen Gang. Dieser läuft rückwärts als eine einfache hinter Epithel der Leibeshöhle liegende Röhre bis er die Spitze des Wolff'schen pers (Urniere) erreicht. Hier biegt er sich etwas auswärts und liegt n auf dem seitlichen Rand des Wolff'schen Körpers, wo er die harn- enden Canälchen aufnimmt. Figg. 4 u. 13, Taf. VII u. VIII. In der e der Cloaca verlässt er den Wolff'schen Körper und biegt sich abwärts en den Darm, dessen Wand er endlich etwas seitlich von der Mittel- e durchbricht.

#### b) Entstehung des Müller'schen Ganges in Urodela (*Triton punctatus*).

Die erste Anlage des Müller'schen Ganges sieht man beim jungen ton zur Zeit wo der Pronephros noch fast in voller Blüthe steht und a Glomerulus noch nicht eingekapselt ist.

Die die Leibeshöhle bedeckenden Zellen werden cubisch auf einer inen Fläche welche aussen seitlich, von der hintersten der Wimper- chter des Pronephros liegt. Unter diesem erhöhten Epithel vermehren h Bindegewebszellen so dass, ein niedriges zellenreiches Polster gebildet d. In der Mitte dieses Polsters erscheint eine tiefe enge Rinne, augen- einlich weil hier die epithelialen Zellen nach innen sinken. Der Boden ser Rinne führt rückwärts in einen soliden Strang von etwas cubischen llen (vergleiche Figg. 1 u. 2, Taf. VII). Diesen Zellenstrang kann man f eine kurze Strecke zwischen dem Wolff'schen Gang und dem Epithel r Leibeshöhle nach rückwärts laufen sehen; hierauf endet er, ohne in n einen oder das andere einzumünden. Bei etwas älteren Embryonen ht sich die oben erwähnte Fläche von cubischen Epithelien etwas unregel- assig nach vorne und an den Seiten aus. Besonders ein langer enger rtsatz von cubischem Epithel erstreckt sich allmählich rückwärts an der and der Leibeshöhle gerade ventral zur Linie des Wolff'schen Ganges. eese Strecke erhöhten Epithels bildet eine kleine Falte, die etwas in die



Leibeshöhle hineinragt (v. ep. in den verschiedenen Figuren). Dies ist wichtig als ein Vorläufer, der die Linie des Wachsthum des Müller'schen Ganges bezeichnet; aber wie wir später sehen werden, nehmen seine Zellen keinen Antheil an der Bildung des Müller'schen Ganges. Letzterer entsteht auf einer bestimmten Strecke durch selbständiges Wachsen des Zellenstranges, welcher von der oben erwähnten Rinne rückwärts läuft und die Rinne selbst ist die erste Anlage des Ostium tubae. Aber kurz bevor der Müller'sche Gang in seinem rückwärtigen Wachsthum die obere Spitze des Wolff'schen Körpers erreicht, nähert er sich mehr und mehr dem Wolff'schen Gang und schliesslich wird sein wachsendes Ende ununterscheidbar mit der ventralen Wand des Wolff'schen Ganges verbunden. Diese Fusion macht sich gerade vor der Spitze des Wolff'schen Körpers bemerkbar, und in Folge dessen, während seines ganzen rückwärtigen Wachsthum erscheint der wachsende Punkt des Müller'schen Ganges immer als eine Verdickung der Wand des Wolff'schen Ganges. Diese Verdickung trennt sich später gänzlich ab und erhält eine eigene Umhüllung von Bindegewebe. Einstweilen erscheint in dem ursprünglich soliden Müller'schen Gang ein kleines Lumen, das in Verbindung mit dem Ostium tubae steht, und dieses Lumen erstreckt sich allmählich von vorne nach rückwärts in der Richtung der Cloaca.

#### Zusammenfassung für *Triton punctatus*.

1. Das Ostium tubae des Müller'schen Ganges entsteht in der Mitte einer Fläche erhöhten Epithels aussen seitlich von den hintersten Wimpertrichtern des Pronephros (Vorniere) und zwar durch das Einwärtssinken eines Theiles dieses Epithels, wodurch eine tiefe Rinne gebildet wird.
2. Von dem Boden dieser Rinne erstreckt sich ein Zellenstrang durch selbstständiges Wachsthum rückwärts zwischen dem Wolff'schen Gang und dem (hier etwas erhöhten) Epithel der Leibeshöhle und bildet so den vorderen Theil des Müller'schen Ganges.
3. Kurz vor der Spitze des Wolff'schen Körpers verschmilzt dieser Zellenstrang mit der ventralen Wand des Wolff'schen Ganges und von hier bis zur Cloaca erscheint immer das wachsende Ende des Müller'schen Ganges als eine Verdickung dieser Wand.

chsthums des Müller'schen Ganges in seinem hinteren Theil genau bestimmen. Zwar entsteht er nicht durch einfache Zusammenziehung der Wand des Wolff'schen Ganges.

Das Lumen der einen ist nie eine Fortsetzung des Lumens des anderen. In der That, bevor der Müller'sche Gang überhaupt ein Lumen erhält, trennt er sich von dem Wolff'schen gänzlich getrennt und ist nunmehr mit einer eigenen Bindegewebeumhüllung umgeben. Die Figg. 9 bis 12, Taf VII, zeigen verschiedene Tritonlarven am wachsenden Ende ihrer Müller'schen Gänge entnommen. Das Vergleichen einer grossen Anzahl von Larven hat mich überzeugt, dass in der in Frage stehenden Gegend der Müller'sche Gang theilweise in Folge der Vermehrung seiner eigenen Zellen und theilweise auf Kosten von Zellen, welche von der Wand des Wolff'schen Ganges abstammen, sich rückwärts verlängert.

### c) Entstehung des Müller'schen Ganges bei den Anuren.

Bei den Anuren beginnt der Müller'sche Gang auf dieselbe Weise wie bei den Urodelen, d. h. durch die Bildung einer engen Rinne in einer Schicht von cubischem Epithel aussen seitlich von den hintersten Wimpertrichtern des Pronephros. Von dem Boden dieser Rinne wächst ein Zellenstrang rückwärts zwischen dem Wolff'schen Gang und dem Epithel der Leibeshöhle. Letzteres wird wie bei Triton erhöht und ragt als eine niedere Leiste in die Leibeshöhle und zwar entlang der ganzen Linie, längs welcher der Müller'sche Gang sich später entwickelt (v. ep. in den verschiedenen Anuren, Taf. VII). Bis jetzt also war bei Rana und Pelobates die Entstehung des Müller'schen Ganges ganz ähnlich wie bei Triton. Aber während bei Triton das wachsende Ende des Müller'schen Ganges sich an einem bestimmten Punkt mit der ventralen Wand des Wolff'schen Ganges verschmelzt, findet bei Rana und Pelobates eine solche Fusion nicht statt. Der Zellenstrang, welcher den Müller'schen Gang bildet, bleibt bei diesen Thieren von dem Wolff'schen Gang ganz unabhängig. Am Niveau des Wolff'schen Körpers sind diese beiden durch einen ansehnlichen Hohlraum getrennt. In der That liegt hier der Wolff'sche Gang in der ventralen Wand des Wolff'schen Körpers etwas eingebettet, während der Müller'sche Gang von Anfang an ausserhalb des Randes des Wolff'schen Körpers zu finden ist. Daher unterliegt es keinem Zweifel, dass der Müller'sche Gang in dieser Gegend nicht aus dem Wolff'schen entsteht. Eine schwierigere Frage hingegen ist es, ob das erhöhte Epithel der Leibeshöhle an der Bildung des Müller'schen Ganges Theil nimmt. Das dünne wachsende Ende des Müller'schen Ganges liegt gerade hinter den Zellen des Epithels und diese sind so dicht an einander gepresst, dass es bei

*Rana temporaria* unmöglich war, die Frage irgend einer genetischen Verwandtschaft zwischen ihnen und dem Müller'schen Gang zu bejahen oder zu verneinen. Bei *Pelobates fuscus* dagegen habe ich Fälle bemerkt — weibliche sowohl als männliche — bei welchen das wachsende Ende des Müller'schen Ganges ganz unabhängig von dem Epithel der Leibeshöhle aufzuhören schien. Fig. 19, Taf. VIII.

In der Nähe der Cloaca biegt sich der Müller'sche Gang zu beiden Seiten abwärts gegen den Darm und liegt hier innerhalb des dorsalen Gekröses. In dieser kurzen Strecke seines Laufes ist er augenscheinlich etwas unabhängig von peritonealen Zellen als von dem Wolff'schen Gang.

Die Entwicklung des Ostium tubae bei Anuren findet, wie Hoffmann zuerst gezeigt hat, in einer etwas complicirten Weise statt, denn die oben erwähnte Rinne wird nicht direct in loco in das Ostium tubae verwandelt. Während der Müller'sche Gang von dem Boden dieser Rinne rückwärts wächst, wird die Rinne selbst zur gleichen Zeit in der entgegengesetzten Richtung längs der seitlichen Wand der Leibeshöhle verlängert. Der Boden dieser Rinne ist in Folge dessen immer eine Verlängerung des Müller'schen Ganges, und sehr bald wird durch Verschmelzung seiner Lippen die Rinne in einen Canal umgewandelt, die das Lumen des Müller'schen Ganges nach vorne fortsetzt und an seiner vorderen Extremität mit der Leibeshöhle durch eine Oeffnung (das bleibende Ostium tubae) communicirt.

Diese neue Zugabe zum Müller'schen Gang nimmt die Form einer halbrunden Curve an und läuft zuerst auswärts dann ventral und endlich auf eine kurze Strecke rückwärts. Eine Folge davon ist, dass das Ostium tubae nicht dorsal in der Nähe der Mittellinie liegt sondern auf die ventrolaterale Fläche übertragen wird. In Folge der Curve kann derselbe Müller'sche Gang zweimal in demselben Querschnitt gesehen werden, da der Schnitt durch beide Schenkel einer Schlinge geführt wurde, welche durch die Curve gebildet wird. Diese etwas complicirten Verhältnisse werden diagrammatisch in Fig. 20, Taf. VIII, erklärt, in welcher *ost'* den Platz bezeichnet, wo zuerst der Müller'sche Gang durch Rückwärtswachsen des oben erwähnten Zellenstranges gebildet zu werden begann; *mg*, zeigt den Müller'schen Gang; *mg'* zeigt den vorderen Theil des Müller'schen Ganges welcher durch das Eindachen der verlängerten Rinne gebildet wird; *ost* ist das permanente Ostium tubae. Man wird sehen, dass eine Querlinie an zwei Punkten (*d*, *d'*) den Müller'schen Gang durchschneidet. Diese Eigenthümlichkeiten sind zuerst befördert, später aber vermindert durch andere Wachsthumprocesse (Zunahme an Gröse der Lungen, Bildung eines Gekröses für den Müller'schen Gang). Doch erklären sie die wohlbekannte Thatsache in der Anatomie der erwachsenen Anuren, dass der obere Theil der Fallopischen Röhre sich mehr oder weniger über

Wurzel der Lunge vorwärts wölbt. In der That ist bei einigen Arten, wie Cleland zeigt, diese Wölbung sehr bemerkbar und das Ostium des Müller'schen Ganges liegt ganz vorne zur Seite des Herzbeutels über der Leber.

#### Zusammenfassung für *Rana temporaria*.

1. Der Müller'sche Gang entsteht in seiner ganzen Länge unabhängig von dem Wolff'schen Gang als von dem Pronephros.
  2. Ein kleinerer vorderer Theil des Müller'schen Ganges wird, wie beschrieben, durch Verschmelzung der Lippen einer langen gebogenen Rinne gebildet. Der grössere Theil entsteht durch das Rückwärtswachsen des Zellenstranges in Fortsetzung des Bodens der oben erwähnten Rinne.
-

### Litteraturverzeichnis.

C. Semper, *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere.* Würzburg 1875.

F. M. Balfour, *A monograph on the development of the Elasmobranch Fishes.*

Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte des Urogenitalsystems bei den Anamnia. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1886. Bd. XLIV.

A. Schneider, Ueber die Müller'schen Gänge der Urodelen und Anuren. *Centralblatt für die medic. Wissenschaft.* 1876.

R. Semon, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft.* 1891. Bd. XIX.

Max Fürbringer, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten in *Morphologisches Jahrbuch.* 1878. Bd. IV.

## Erklärung der Abbildungen.

(Taf. VII u. VIII.)

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

<i>t.</i> = Ostium tubae.	<i>a. o.</i> = Aorta.
<i>M.</i> = Müller'scher Gang.	<i>mgs.</i> = Gekröse.
<i>p.</i> = Erhöhtes Epithel der Leibeshöhle.	<i>ch. d.</i> = Chorda dorsalis.
<i>e.</i> = gewöhnliches Epithel der Leibeshöhle.	<i>g. d.</i> = Geschlechtsdrüse.
<i>W.</i> = Wolff'scher Gang.	<i>d.</i> = Darm.
	<i>v. n. c.</i> = Gewundener Canal der Vorniere.

Figg. 1 bis 12 von *Triton punctatus*; 18 u. 19 von *Pelobates fuscus*; die übrigen *Rana temporaria*.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Embryo von *Triton punctatus* zur Zeit der Anlage des Müller'schen Ganges. Auf der linken Seite sieht man die Rinne Ostium tubae. Auf der rechten Seite geht der Schnitt etwas weiter zurück und trifft den Müller'schen Gang selbst. *n.* ist der hinterste Wassertrichter des Pronephros. *w. d.* Wolff'scher Gang. *s.* Sympathicus.

Fig. 2. Von demselben Embryo wie Fig. 1. Ein wenig weiter zurück. Auf der linken Seite sieht man noch den Müller'schen Gang, während er auf der anderen aufhört hat.

Fig. 3. Querschnitt durch einen älteren Embryo von *Triton* um die Beziehungen Ostium tubae zu zeigen. *v. n. c.* Gewundener Canal des Pronephros. *w. d.* Wolff'scher Gang. *l.* Lungen.

Figg. 4 und 4a. Zwei Querschnitte von einem noch älteren Embryo, am Niveau des Wolff'schen Körpers (4), und in der Nähe der Cloake 4a, um die Verhältnisse des Müller'schen Ganges in diesen Gegenden zu zeigen. *ur. n.* Mesonephros (Urnieren). *g. d.* Geschlechtsdrüse. *w. d.* Wolff'scher Gang. *m. d.* Müller'scher Gang.

Figg. 5 bis 8. Eine Reihe von Querschnitten in kurzen Zwischenräumen durch einen etwas älteren Embryo als derjenige, von welchem Figg. 1 und 2 gezeichnet wurden. Fig. 5 durch das Ostium tubae; Fig. 8 durch den Müller'schen Gang in der Nähe seines wachsenden Endes, welcher jedoch das Niveau des Wolff'schen Körpers noch nicht erreicht hat.

Figg. 9 bis 12. Querschnitte durch die wachsenden Enden des Müller'schen Ganges von verschiedenen Embryonen am Niveau des Wolff'schen Körpers. Der Müller'sche Gang erscheint hier als eine Verdickung der Wand des Wolff'schen.

**Fig. 13.** Von einem Querschnitt durch *Rana temporaria* im Niveau des Wolff'schen Körpers, nachdem die Metamorphose vollendet ist. Er zeigt, dass der Wolff'sche und der Müller'sche Gang vom Anfang an in dieser Gegend weit von einander entfernt sind.

**Figg. 14 bis 16.** Von einem jungen Frosch (*Rana temporaria*) zur Zeit der ersten Anlage des Müller'schen Ganges. Fig. 14 geht durch die Rinne *ost'*, welche später in der im Text beschriebenen Weise eingedacht wird. Figg. 15 und 16, ein wenig weiter zurück, zeigen den Müller'schen Gang noch als soliden Zellenstrang.

**Fig. 17.** Querschnitt durch das wachsende Ende des Müller'schen Ganges (*Rana temporaria*) im Niveau des Wolff'schen Körpers. Wolff'scher und Müller'scher Gang sind von einander weit entfernt. *gsf.* Blutgefäss.

**Figg. 18 und 19.** Von der linken und rechten Seite desselben Querschnittes durch einen Embryo von *Pelobates fuscus*. In Fig. 19 ist der Müller'sche Gang schon entwickelt; in Fig. 18 ist er noch nicht zu sehen; man sieht nur die mit erhöhtem Epithel bekleidete Falte (*pr*) längs welcher er später wächst.

**Fig. 20.** Schema, um die Entstehung des Ostium tubae bei *Rana* und *Pelobates* zu erklären; *mg.* Müller'scher Gang; *mg'* zeigt den vorderen Theil des Müller'schen Ganges, welcher durch Verschmelzung der Lippen einer verlängerten Rinne (von *ost'* zu *ost.*) gebildet wird; *ost.* das permanente Ostium tubae; *ost'* bezeichnet den Platz, wo der grössere hintere Theil des Müller'schen Ganges durch Rückwärtswachsen eines Zellenstranges gebildet zu werden begann (siehe auch Beschreibung im Text).

Noch einmal  
zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Menschen.

Eine Erwiderung auf Nagel's gleich betitelten Aufsatz.

Von

**Franz Keibel**

Prof. extr. ord. in Freiburg i./Breg.

Meine Arbeit „Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates“<sup>1</sup> hat Nagel Anlass zu einem Angriff gegen mich gegeben, auf den ich hier kurz antworten will.

Was zunächst unsere sachlichen Differenzen anlangt, so ist meine Ansicht darüber, was man bei einem menschlichen Embryo Cloake zu nennen hat, und meine Ansicht über die sogenannte ektodermale Cloake in meiner citirten Schrift so deutlich auseinandergesetzt, dass ich darauf verweisen kann. Ich halte alles dort Ausgesprochene durchaus aufrecht.

Nagel meint freilich, dass meine Angaben auf der Benutzung geringwerthigen Materials beruhen und meine Befunde eher als die Grundlage einer Pathologie des embryonalen Sexualsystems als zur Veranschaulichung der normalen Entwicklung des menschlichen Sexualsystems gelten könnten. Ich glaube aber doch, dass Nagel hier den von mir verwandten Embryonen Unrecht thut. Ich bin bei der Sichtung meines Materials sehr sorgfältig verfahren, und dasselbe war in Folge der Unterstützung vieler befreundeter Collegen und vor Allem des Hrn. Prof. His immerhin ein recht reiches zu nennen. So habe auch ich aus einem grossen Material nur wenige Embryonen herausgewählt, welche ich als normal ansprechen durfte. Nur nebenbei möchte ich bemerken, dass auch abgesehen von dem reichen Material an menschlichen Embryonen, welches mir vorgelegen hat, mein Urtheil für das, was ich als normal und was ich als pathologisch anzusehen hatte, durch langjährige eingehende und sehr ausgedehnte Unter-

<sup>1</sup> *Dies Archiv.* 1896. S. 55.



suchungen an Säugethierembryonen geschärft sein dürfte. Dass ich mich trotzdem, wie auch andere, gelegentlich irren kann, ist ja dadurch natürlich nicht ausgeschlossen, immerhin darf ich aber wohl ohne Ueberhebung sagen, dass ich auf dem fraglichen Gebiet einige Erfahrung besitze. Damit komme ich nun auf einen Punkt, den Nagel für entschieden hält, der aber nach meinem Dafürhalten zum mindesten weitere Untersuchungen wünschenswerth macht. Nagel sagt, er verlange um einen „Embryo für wissenschaftlich verwerthbar zu erklären — ganz abgesehen von den Verhältnissen, unter welchen er geboren, und seinem sonstigen Aussehen — dass der Canalis urogenitalis bei Embryonen von mindestens 8<sup>mm</sup> Länge offen in die Cloakengrube nach aussen münde“. Nagel stellt diese Forderung auf, weil der menschliche Embryo zu dieser Zeit einen wohl ausgebildeten Wolff'schen Körper mit verhältnissmässig zahlreichen Malpighi'schen Körperchen habe, was auf einen regen Stoffwechsel des Embryo mit Recht schliessen lasse. Da nun die rudimentäre Allantois des Menschen für das Secret keinen Raum lässt, so müsse der Sinus urogenitalis nach aussen geöffnet sein. — Das ist aber, so wie die Dinge heute liegen, Nagel nicht ohne Weiteres zuzugeben. Das Vorhandensein von gut entwickelten und zahlreichen Glomeruli der Urniere beweist zunächst durchaus noch nicht, dass die Urniere secernirt. Selbst wenn aber eine ganz geringe Menge Secretes vorhanden wäre, folgt daraus dann noch nicht, dass der Sinus urogenitalis in diesem Stadium offen sein muss. Beobachtungen an Säugern, denen ebenfalls eine rudimentäre Allantois zukommt, zum Beispiel am Meeresschweinchen, werden hier mit heranzuziehen sein. Meine bisherigen Erfahrungen an diesem Thiere sprechen gegen Nagel's Annahme, doch da ich diese Verhältnisse von einem meiner Schüler, dem ich bereits, bevor Nagel's Angriff erfolgt war, das Thema gegeben hatte, bearbeiten lasse, muss ich diesem zunächst weitere Mittheilung vorbehalten.

Vom Sachlichen abgesehen, macht dann ferner Nagel meiner Arbeit den Vorwurf, dass sie bei dem in der Litteratur Unerfahrenen den Eindruck erwecken müsse, als ob alle in ihr mitgetheilten Thatsachen von mir selbst gefunden seien, und dass dadurch die Verdienste von Dohrn, van Ackeren, Bierfreund, His u. A. natürlich besonders von Nagel selber herabgedrückt würden. Ich kann nicht glauben, dass Nagel annimmt, dass eine solche Verkleinerung fremden Verdienstes von mir beabsichtigt sei, noch kann ich zugeben, dass dieselbe in der That vorliegt. Gleich auf der zweiten Seite meiner Arbeit wird er den Satz finden: „Wesentlich neue und unerwartete Aufschlüsse kann ich in diesem Aufsätze nicht versprechen, und doch darf ich wohl hoffen, dass dieselben allen willkommen sein wird“.

der Einleitung kann Nagel dann wiederum lesen: „Von einer historischen Darstellung und zusammenhängenden kritischen Würdigung der über unser Thema vorhandenen Litteratur sehe ich hier ab und verweise dafür auf Born'sche Referat in Merkel und Bonnet's Ergebnissen.“ Ein jüngerem, aufmerksamer Leser dürfte also kaum zu der Annahme kommen, die Nagel befürchtet, und ich muss somit den Vorwurf, dass ich den Schein“ erwecke, „als enthielte meine Arbeit lauter neue Entdeckungen“, das Nachdrücklichste zurückweisen. Inwiefern mein Aufsatz etwa auch der Arbeiten älterer Autoren seine Verdienste hat, das hier in das richtige Licht zu stellen, kann ich unmöglich als meine Aufgabe ansehen und überlasse es getrost der Zukunft.

Zum Schlusse sei dann noch bemerkt, dass wenn ich einen Irrthum in Nagel — er verwechselte den Sinus urogenitalis mit der Anlage der Vagina — ausdrücklich hervorgehoben habe, trotzdem er ihn später selbst widerrufen hat, ich dies that, um vor diesem Irrthum recht nachdrücklich zu warnen. In der That liegt dieser Irrthum bei gewissen Entwicklungsstadien menschlicher Embryonen nahe, wenn er auch, wie ich gleichfalls sagte, bei der Berücksichtigung der längst bekannten Litteratur hätte vermieden werden können. Ich habe übrigens ausdrücklich erwähnt, dass Nagel von diesem Irrthum selbst wieder zurückgekommen ist, während doch sein Angriff den Schein erwecken muss, als wenn ich das geflissent-lich verschwiege. Im Einzelnen all seine Arbeiten mit der von ihm offenbar gewünschten Ausführlichkeit zu citiren, dafür lag für mich nach dem der Einleitung Gesagten durchaus kein Grund vor, wovon sich, wie ich hoffe, jeder Leser unserer beiderseitigen Aufsätze wird leicht überzeugen können.

---

# Beiträge zur Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze.

## Zweite Abhandlung.

Von

**Hans Held.**

---

(Hierzu Taf. IX—XII.)

---

### A. Natur der Nissl-Körper.

Bevor ich auf die Structur der Grundmasse des Nervenzellenprotoplasma, die nach den neuesten Arbeiten und Untersuchungen von Flemming<sup>1</sup> und Dogiel<sup>2</sup> die Nervenfibrillen enthalten soll, eingehe, muss ich noch einmal auf die Frage nach der Natur der Nissl-Körper zurückkommen. Denn von Lenhossék hat in seinem Vortrag auf dem letzten Anatomencongress zu Berlin unter Anderem ausgeführt, dass er sich meiner Ansicht über die Nissl-Körper als durch das Fixierungsmittel gefällter Stoffe nicht anschliessen könne, weil er in frisch untersuchten Spinalzellen viele Körnchen habe beobachten können, die er für Nissl-Körper anspricht. Ich habe inzwischen und seitdem wiederholt meine früheren Angaben über die Unsichtbarkeit der Nissl-Körper im frischen Nervenzellenprotoplasma controlirt und meine damaligen Angaben, die sich auf die Untersuchung der grossen Vorderhornzellen im frischen überlebenden Zustand stützten, bisher immer wieder bestätigt gefunden. Was zunächst die Beobachtungsmöglichkeit der Nissl-Körper in frischen Nervenzellen anbetrifft, so muss ich gegenüber von

---

<sup>1</sup> Flemming, Ueber den Bau der Spinalganglienzellen bei Säugethieren und

Lenhossék hervorheben, dass mir die Spinalzellen wenig geeignet erscheinen, die Streitfrage zu entscheiden, ob im frischen Protoplasma der Nervenzellen die Nissl-Körper sichtbar sind oder nicht, weil der Typus der Nissl-Körper in den Spinalzellen ein ausserordentlich schwankender ist.

Bei den grossen multipolaren Vorderhornzellen ist diese Differenz bei weitem nicht so vorhanden, weil dieselben fast constant eine grobschollige bzw. grobstreifige Form der Nissl-Körper im Fixirungsbild zeigen. Sind auch die Nissl-Körper in der frischen unfixirten Nervenzelle in der gleichen oder wenigstens ähnlichen Form vorhanden, wie später im fixirten Protoplasma, so muss es hier noch am ersten gelingen, jene Frage in entscheidender Weise zu lösen. Und meine Beobachtungen an diesen Zellformen, die ich vielfach wiederholt habe, haben mir wohl, wie auch früher in anderen Fällen, eine vertheilte Körnchenform in den verschiedenen Zellen wechselnder Menge und Anordnung gezeigt, nie aber bisher jene typischen Klumpen für die Vorderhornzellen charakteristischen grobscholligen Klumpen und Streifen. Diese wenig granulirten oft homogenen Bilder der frischen Vorderhornzellen können also unmöglich den grobscholligen Formen der späteren Fixirungsbilder entsprechen; ausserdem kann man sich, wenn man den Fixirungsvorgang mit starken Immersionslinsen direct beobachtet, davon überzeugen, dass die Bildung der Nissl-Körper etwas von den manchmal vorhandenen und fein vertheilten Granulis unabhängiges ist und nicht etwa auf Zusammendrängung derselben beruht.

Bei frisch zerpupften und untersuchten Spinalzellen kann man nicht angeben, ob man feingranulirte oder grobgranulirte bzw. grobschollige Formen der Spinalzellen vor sich hat; und es wäre noch im ersteren Falle, wenn man frische Spinalzellen mit Körnchen sieht, der nachträgliche Beweis zu liefern, dass dieser feingranulirten Form auch eine feingranulirte Form im Fixirungsbild entspricht, dass also die Fixirung nicht etwa erst eine grobschollige Form schafft.

Aus diesem Grunde glaube ich, wird man aus der Beobachtung von Vorderhornzellen sichere Schlüsse ziehen können.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Die weiteren Ausführungen und Einwände v. Lenhossék's (siehe *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft*, Berlin 1896, S. 16) — „eine solche Annahme, dass die Nissl-Körper Füllungsgranula sind) steht im Widerspruch mit der Regelmässigkeit ihrer Anordnung, namentlich in den Dendriten, wie namentlich auch mit der Gleichartigkeit ihrer Erscheinungsform bei der Anwendung verschiedenster Fixirungs- und Färbungsmethoden. Wie sollten durch einen einfachen Füllungsvorgang jene charakteristischen Spindeln, Verzweigungskegel, Kernkappen u. s. w. zu Stande kommen?“ — sind zwar sehr einfacher Natur, doch ohne jede Beweiskraft in dieser Frage.

Es ist nun ferner nicht gleich, wie schnell nach dem Tode des Thieres die Beobachtung an frischem Nervenzellenprotoplasma bezüglich der Sichtbarkeit der Nissl-Körper ausgeführt wird. In Vorderhornzellen, die ich 2 bis 3 Minuten nach dem Tode des Thieres untersucht habe, konnte ich nichts beobachten, was an die Nissl-Körper des Fixierungsbildes erinnert (zuge setzte Fixierungsmittel liessen sofort Nissl-Körper sichtbar werden). Dagegen zeigten Vorderhornzellen, die ich erst  $\frac{1}{2}$  Stunde nach dem Tode aus dem Lendenmark entnahm, deutlich grobschollige Klumpen und Streifen von dunkelblassem Aussehen und in bereits charakteristischer Gruppierung. Hieraus folgt also, dass nach einer gewissen Zeit und jedenfalls unter dem Einfluss von Absterbevorgängen in der grauen Substanz die Nissl-Körper in den Nervenzellen in der Form entstehen, dass sie zur Beobachtung gelangen können. Diese Differenzen in der Unsichtbarkeit bzw. der Sichtbarkeit der Nissl-Körper in nicht fixirtem Nervenzellenprotoplasma würden sich ja ohne Weiteres aus der Annahme erklären lassen, dass im ersteren Fall das übrige Zellprotoplasma und die Nissl-Körper eine nicht sehr verschiedene Lichtbrechung haben, die erst dann eine beträchtliche Aenderung erfährt, wenn Absterbevorgänge u. s. w. eintreten, oder wenn Fixierungsmittel gewirkt haben.

Ich glaube jedoch, dass mit der Einführung dieses theoretischen Standpunktes nicht viel weitere Einsicht in die Structur und vor Allem in die Stoffwechselforgänge innerhalb der Nervenzellen gewonnen sein würde; und es fragt sich, ob nicht die von mir im Anschluss an die Untersuchungen von A. Fischer<sup>1</sup> über die Wirkungsweise der Fixierungsmittel entwickelte Ansicht, dass die Nissl-Körper gefällte Stoffe sind, die im lebenden Nervenzellenprotoplasma in Lösung sind, wenn sie bei Untersuchung der lebensfrischen Zelle nicht beobachtet werden können — ob nicht diese Ansicht eine naturgemässere Deutung ermöglicht und so einen Anhaltspunkt giebt, der uns das Leben der Nervenzelle verständlicher macht und weitere Aufschlüsse verspricht. Wenn diese Ansicht über die Natur der Nissl-Körper richtig ist, so muss sich in gewisser Weise eine Entscheidung dadurch gewinnen lassen, dass man ein Fixierungsmittel ausfindig macht und anwendet, welches die Grundmasse des Nervenzellenprotoplasmas fixirt. die Nissl-Körper aber nicht aus-

Eigenschaften besitzt, später im Schnittbild die Nervenzellen keine Nissl-Körper enthalten.

Von diesem Gesichtspunkt aus habe ich Fixirungen mit 80 Procent Alkohol angewandt, der durch Zusatz von Natronlauge zu  $\frac{1}{40}$  bis  $\frac{1}{4}$  Procent leicht alkalisch gemacht war. Nach Anwendung des stärkeren Laugenalkohols zeigen die späteren feinen Schnitte, dass wohl die Grundmasse der Nervenzellen in der ihr eigenthümlichen Structur vorhanden ist, dass aber die Nissl-Körper vollständig fehlen und dass statt ihrer verschieden geformte Lücken vorhanden sind, welche in gewisser Weise das negative Bild der sonst grobscholligen und grobstreifigen Vorderhornzelle geben. Nimmt man den weniger stark alkalisch gemachten Alkohol, so zeigen viele Vorderhornzellen, wenn man nicht zu dicke Rückenmarksstücke genommen hat, gleiche Lücken in der Grundmasse wie bei Anwendung des stärkeren Laugenalkohols; andere zeigen noch gewisse Reste von Nissl-Körpern, die dem entsprechen, was ich früher als gerinnselartigen Bestandtheil der Nissl-Körper bezeichnet habe. Man sieht einen durchlöcherten oder dicht vacuolisirten Körper, welcher die Gesamtform eines Nissl-Körpers (Klumpen, Streifen u. s. w.) wiedergiebt, der aber keine dicht eingelagerten Granula enthält, welche sonst sich durch Methylenblau intensiv färben und dadurch diese besondere Färbbarkeit der Nissl-Körper überhaupt bedingen. Bei der Erythrosinmethylenblaudoppelfärbung, wie ich sie früher angegeben habe, erhält man diese Reste roth gefärbt, aber etwas intensiver tingirt wie die umgebende Grundmasse.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Ich will hier kurz hinzufügen, dass auch die Nucleolen der Nervenzellen sehr interessante Veränderungen bei Anwendung dieser angegebenen alkalischen Fixierungsmittel zeigen. Dieselben zeigen sich sonst bei Fixirung mit 90 procentigem Alkohol oder Pikrinschwefelsäure oder dem Alkoholchloroformeisessiggemisch von v. Gehuchten und bei der Erythrosinmethylenblaudoppelfärbung intensiv blau gefärbt. Sie sind vielfach auch auf dünnsten Schnitten anscheinend homogen, jedenfalls sehr schwierig ob einer Structur zu erkennen; andererseits sind sie oft deutlich vacuolisirt und in manchen Fällen habe ich auch einen deutlich aus Granulis zusammengesetzten und aufgebauten Nucleolus beobachten können. Bei Fixirung mit den angegebenen Laugenalkoholen und Färbung mit Erythrosinmethylenblau sind dagegen oft die Nucleolen rein roth gefärbt und man erkennt dann nur einen schwammigen Grundkörper von ähnlichem Bau wie bei dem Rest der Nissl-Körper. Andererseits sind die Nucleolen theilweise noch mit spärlichen blau gefärbten Granulis durchsetzt, besonders bei Anwendung des dünneren Gemisches; die Kerne der Neurogliazellen und die der Gefässwandungen zeigen weniger auffallende Veränderungen.

Ich schliesse aus diesen Beobachtungen, auf die ich an anderer Stelle noch ein-

Dass diese angegebenen alkalischen Fixierungsmittel die Nissl-Körper in Lösung erhalten, geht weiter als aus den erhaltenen Zellbildern mit ihren Lücken durch einen Versuch hervor, welcher auf eine secundäre Fällung der in Lösung gebliebenen Nissl-Körper ausgeht und dadurch in gewisser Weise die Richtigkeit der oben entwickelten Ansicht über ihre Natur beweist. Er beruht auf der Anwendung eines zweiten, entgegengesetzt wirkenden Fixierungsmittels bei demselben zunächst mit alkalischem Alkohol fixirten Rückenmarkstück. Sind die Nissl-Körper wirklich durch das erstere Fixierungsgemisch in Lösung geblieben, so müssen sie secundär ausgefällt werden, wenn man kurze Zeit nach der Wirkung des ersten mit einem Gemisch nachfixirt, welches die Nissl-Körper energisch fällende Eigenschaften besitzt.

Ich habe zu diesem Zweck ein etwa 1 bis  $1\frac{1}{2}$  cm hohes Rückenmarkstück auf 1 bis 2 Stunden in den stärkeren Laugenalkohol gebracht und dann direct in das Gemisch von v. Gehuchten (Alkohol abs. 60, Chloroform 30, Eisessig 10) übertragen, in einen Säurealkohol also. In diesem blieb das Stück dann 12 Stunden lang. Nach erfolgter Paraffineinbettung angefertigte Längsschnitte durch das Gebiet der Vorderhornsäule zeigen nun folgende interessante Verhältnisse:

Die mehr der Oberfläche des Stückes angrenzenden Zellen lassen keine Nissl-Körper im sonst wohl fixirten Protoplasma erkennen, zeigen dafür nur Lücken, während die im Innern des Gewebstückes vorhandenen Vorderhornzellen reich an Nissl-Körpern in charakteristischer Gruppierung sind. Abgesehen von einer ein wenig stärkeren Vacuolisierung sind keine abweichenden Formen zu beobachten. Die oberflächliche Zone des Gewebstückes zeigt somit das oben beschriebene Bild der Laugenalkoholwirkung, die innerste das der Säurealkoholfixierung (Fig. 1, Taf. IX). Die intermediäre Zone dagegen zeigt schon bei schwächerer Vergrößerung (Fig. 2, Taf. IX) alle Uebergänge zwischen den Zellbildern der äusseren zu denen der innersten Zone; sie enthält in ihrem äusseren Bezirk die für die vorliegende Frage entscheidenden Stellen, wo nach eben erfolgter Fixierung mit dem ersten Gemisch und seinen die Nissl-Körper nicht fällenden Eigenschaften die zweite entgegengesetzt wirkende Fixierungsflüssigkeit eingesetzt hat, um secundär die Nissl-Körper zu fällen. Denn untersucht man die Zellen hier mit starken Immersionslinsen, so liegen theils in den Lücken der rothgefärbten Grundmasse der Nervenzellen zahlreiche kleinere bis gröbere exquisit rundliche Granula, theils auch im Umkreis der Lücken, theils im pericellulären Raum

grauen Substanz. Alle diese Granula färben sich bei der Erythrosinmethylenblaudoppelfärbung intensiv und leuchtend blau (Fig. 3, Taf. IX). Die Anzahl dieser Granula, ihre Grösse, ihre Vertheilung und Zusammensetzung zu größeren Haufen und Klumpen variirt, je nachdem man mehr oberflächlich oder central im Gewebestück gelegene Zellen untersucht. In ersteren zeigen sich ausserordentlich wenige Granula von winziger Grösse, in letzteren beobachtet man Formen, in denen die ganze Vorderhornzelle dicht mit feinvertheilten Granulis übersät ist und wie bestäubt aussieht. Man kann unter letzteren Formen zu Gesicht bekommen, die denjenigen degenerirten Zellen ähnlich sind, bei welchen Rarefaction und Auflösung der grobscholligen Bildungen in Folge Durchschneidens des Axencylinderfortsatzes eingetreten ist.

Diese beschriebenen Verhältnisse mit ihrer ausserordentlichen Verschiedenheit in den verschiedenen tief gelegenen Abschnitten des Gewebestückes erklären sich in einfachster Weise aus den angegebenen Versuchsbedingungen. Die dicht gelagerten Granula, ihre Zusammendrängung zu Haufen in bestimmten Zellregionen zeigen an, dass hier noch concentrirte Lösungen der Nissl-Körper bestanden haben, als das fällende Gemisch zur Wirkung gelangte; das Fehlen der Granula in den oberflächlich gelegenen Zellen erklärt sich daraus, dass hier bereits eine Auswaschung der betreffenden in Lösung befindlichen Stoffe stattgefunden hat. In der zwischen beiden liegenden Zone von Zellen ist zu beobachten, dass die pericellulären Räume und die angrenzenden Gewebspartien von Granulis angefüllt sind; hier sind also die bereits eben aus der Zelle diffundirten Stoffe von dem zweiten einsetzenden Fixierungsgemisch ausgefällt worden.

Diese letzten ausgeführten Versuche und ihre Resultate geben, wenn auch keinen absoluten Beweis, da die alkoholgefällten Nissl-Körper in dünnen Laugenalkoholen löslich sind, so doch zusammen mit den früher<sup>1</sup> angegebenen Beobachtungen über das Verhalten der gefällten Nissl-Körper gegen gewisse Reagentiengruppen (Laugen, Säuren, Pepsinverdauung) und zusammen mit der Thatsache, dass im lebensfrischen Zellprotoplasma der Vorderhornzellen Nissl-Körper als solche nicht erkennbar sind, vorläufig einen gewissen Abschluss in der Frage, ob die Nissl-Körper als solche praeformirt sind oder Fällungsgranula im Sinne von A. Fischer<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Held, Beiträge zur Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze, I. Dies



Stellt man nun weiter die beiden Thatsachen, dass in frischen Vorderhornzellen keine Nissl-Körper sichtbar sind, und dass andererseits ein alkalisches Fixierungsmittel, wie dünner Laugenalkohol bis zu  $\frac{1}{40}$  Procent Laugengehalt, die Nissl-Körper nicht fällt, einander gegenüber, so würde daraus folgen, dass das lebensfrische Protoplasma der Nervenzellen eine alkalische oder neutrale, jedenfalls nicht saure Reaction haben muss. Nun ist bekanntlich nach den Untersuchungen von Liebreich Heidenhain und Gescheidlen<sup>1</sup> die Reaction der grauen Substanz eine deutlich saure, so dass jener Schluss auf die alkalische Reaction des Nervenzellenprotoplasmas zunächst etwas bedenklich erscheinen muss, vorausgesetzt, dass die saure Reaction der grauen Substanz von einer solchen der Nervenzellen selber herrührt. Ich habe deshalb, um seine Richtigkeit zu prüfen, von einem möglichst schnell herausgenommenen Rückenmark eines Kaninchens kleine Stücke der grauen Vorderhornsubstanz theils in der eigenen Masse, theils in dünner Essigsäure ( $\frac{1}{10}$  bis  $\frac{1}{100}$  Procent) nebeneinander untersucht und beobachten können, dass die in letzterer Lösung liegenden Zellen sofort und deutlich Nissl-Körper zeigten, während die unter ersteren Bedingungen untersuchten keine erkennen liessen. Es zeigt sich also, dass schwach saure Lösungen, wie  $\frac{1}{100}$  procentige Essigsäure, bereits die Nissl-Körper fällen und dadurch sichtbar machen können. Berücksichtigt man hierzu weiter, dass, wie oben angegeben, Vorderhornzellen, die

lassen, ob die Nissl-Körper vital als gelöste Stoffe vorkommen oder nicht. Ich habe von diesem Gesichtspunkt aus frisch bereitete Lösungen von Kal. bichromic. (1 Proc., 2 Proc.), Osmiumlösungen bis zu 2 Proc., sowie das neutral reagirende Altmann'sche Chromosmiumgemisch in ihrer Wirkung auf lebensfrisches und abgesehen von einigen Körnchen noch völlig homogen aussehendes Nervenzellenprotoplasma beobachtet. Die Praeparate, welche eine Beobachtungsmöglichkeit von frischem Nervenzellenprotoplasma ermöglichen, stelle ich mir jetzt in einfacher Weise dadurch her, dass ich etwas schnell herausgenommene graue Substanz ohne Zusatz weiterer Flüssigkeit als Quetschpraeparat in eigener Masse untersuche. Die angegebenen neutralen Lösungen nun machen keine Nissl-Körper sichtbar, auch nicht nach längerer bis mehrstündiger Einwirkung, während Kern und viele einzelne Körnchen deutlich geworden sind; jeder nachträgliche Zusatz von Säure wie Essigsäure, Chromsäure, bewirkt dagegen ein Auftreten leicht granulär aussehender Klumpen und Schollen.

Wenn also weiter an Paraffinschnitten von mit Altmann'schem Chromosmium u. s. w. fixirten Material doch noch unter bestimmten Färbungen Nissl-Körper erkennbar werden, so dürfte dies nach dem Vorstehenden nicht von der reinen primären Wirkung eines neutralen Fixierungsmittels bewirkt sein, sondern auf geringe eintretende Säuerung im Innern des Gewebstückes bezw. auf sekundäre Fällungswirkungen durch den Einbettungsalkohol zurückzuführen sein.

<sup>1</sup> Gescheidlen, Ueber die chemische Reaction der nervösen Centralorgane. Pflüger's Archiv. Bd. VIII.

st  $\frac{1}{2}$  Stunde *post mortem* aus dem Rückenmark entnommen waren, deutlich Nissl-Körper erkennen lassen, so ergibt sich aus beiden eine vollständige Uebereinstimmung mit den weiteren Untersuchungen von Gescheidten, die nachgewiesen haben, dass beim Absterben der nervösen Centralorgane die Acidität der grauen Substanz zunimmt. Es würde sich also erklären, weshalb gewisse Zeit nach dem Tode die Nervenzellen Nissl-Körper beobachten lassen, weil die zunehmende Acidität diese Stoffe aus ihren Lösungen ausfallen lässt. Vorausgesetzt ist natürlich hierbei, wie bereits angedeutet, dass die saure Reaction der grauen Substanz an die lymphatische Flüssigkeit derselben gebunden ist, nicht an das Protoplasma der Nervenzellen, wofür ja durchaus die Unsichtbarkeit der Nissl-Körper in frischen Nervenzellen spricht. Und man hätte sich vorzustellen, dass erst mit dem Absterben der Nervenzelle die Acidität der Lymphe in der grauen Substanz auf das Nervenzellenprotoplasma selber übergreift, während dieses im Leben (und auch noch im überlebenden Zustand) dieselbe zu neutralisiren im Stande wäre.<sup>1</sup>

## B. Grundmasse des Nervenzellenprotoplasma und dessen Fortsätze.

Die allgemeine Frage nach der Structur der Grundmasse des Nervenzellenprotoplasmas, also derjenigen Masse, welche zwischen den Nissl-Körpern liegt, oder richtiger bezeichnet, derjenigen Masse, welche die Nissl-Körper in wechselnder Menge und Vertheilung prouocirt, hat sich inzwischen zu der specielleren Frage gestaltet, ob dieselbe fibrillär gebaut ist oder nicht. Für den fibrillären Bau der Nerven-

<sup>1</sup> Ueber die Reaction der grauen Substanz haben neuere Untersuchungen theils auch die Resultate von Liebreich, Heidenhain und Gescheidten bestätigt. So berichtet Edinger in seinen Vorlesungen über die nervösen Centralorgane (Leipzig 1892, S. 39) an: Die graue Substanz verhält sich gegen Reagentien wie ein schwach saurer Körper. Edinger hat auf Grund eigener Untersuchungen (Pflüger's *Archiv.* Bd. XXIX) diese Angabe machen können. Andererseits haben die Beobachtungen von Langendorff (Die chemische Reaction der grauen Substanz. *Neurolog. Centralblatt.* 1885. S. 555) ein entgegenstehendes Resultat ergeben. Nach Langendorff reagirt die lebende Grosshirnrinde vom Kaninchen, Meerschweinchen stets deutlich alkalisch; erst bei todtm oder scheidtodtem Zustand soll nach ihm Säuerung eintreten. Bei Berücksichtigung dieser von den übrigen abweichenden Angaben würde also auch kein Gegensatz bestehen zwischen den Untersuchungen Langendorff's und der von mir hier entwickelten Ansicht von der Reaction des Nervenzellenprotoplasmas, die sich auf Unsichtbarkeit der Nissl-Körper im lebensfrischen Protoplasma der Vorderhornzellen und ihrer Fällbarkeit durch gewisse saure Reagentien gründet. Dagegen würde der oben postulierte Unterschied zwischen der Reaction lymphatischer Gewebsflüssigkeit der grauen Substanz und dem Zellprotoplasma wegfallen.

zellen und ihrer Fortsätze sind seit den älteren Untersuchungen von M. Schultze<sup>1</sup> und H. Schulze,<sup>2</sup> hauptsächlich in neuerer Zeit Flemming,<sup>3</sup> Benda,<sup>4</sup> und in jüngster Zeit besonders Dogiel<sup>5</sup> eingetreten; ebenfalls hat Nissl sich nach Untersuchungen von Becker für fibrillären Bau ausgesprochen. Es ist die Frage nach der Structur der Grundmasse der Nervenzellen oder des eigentlichen nervösen Protoplasmas um so wichtiger, weil die Nissl-Körper nach den von mir gemachten Beobachtungen nicht Zellorgane im heutigen Sinne der Zellenlehre sein können, wenn sie auch für die Function der Nervenzelle höchst wichtige Stoffe des eigentlichen Nervenzellenprotoplasmas vorstellen.

Die Grundmasse des Nervenzellenprotoplasmas färbt sich bei der von mir angegebenen Erythrosin-Methylenblaudoppelfärbung intensiv roth, während sich die eingelagerten Nissl-Körper blau färben, man kann dadurch zunächst das Mengenverhältniss beider und ihre gegenseitigen Verhältnisse in den verschiedensten Zelltypen scharf gegeneinander bestimmen. So überwiegt die Summe der Nissl-Körper in den Zelleibern der grossen motorischen Zellen und den ihnen nahestehenden Ursprungszellen der reflectorischen Systeme um ein Beträchtliches, so dass die Grundmasse nur auf schmale Stränge und Brücken zwischen ihnen beschränkt ist; ein umgekehrtes zeigen mitunter die grossen Riesenellen der Grosshirnrinde, die Purkinje'schen Zellen der Kleinhirnrinde, die grossen Zellen der Retina und des Bulbus olfactorius. In den Protoplasmaästen treten allmählich nach den feineren Verzweigungen zu die Nissl-Körper vollständig zurück, so dass hier die Grundmasse frei von solchen Einlagerungen beobachtet werden kann. Die letzten Verzweigungen von Dendriten scheinen überhaupt vollends der Nissl-Körper zu entbehren; wenigstens habe ich in den Glomerulis olfactoriis, in den oberflächlichen Lagen der Kleinhirnrinde, keine Nissl-Körper in den feinsten Zweigen der Dendriten beobachten können; dieselben erschienen rein roth gefärbt. Frei von Nissl-Körpern ist ferner, wie aus den übereinstimmenden Beobachtungen verschiedener Untersucher, mit Ausnahme Dogiel's, hervorgeht, der Axencylinderfortsatz und seine charakteristische Ursprungsstelle am Zellleib. Diese Theile der Nervenzelle müssen also besonders geeignet erscheinen, zumal wenn man grosse Zelltypen zur Untersuchung

<sup>1</sup> M. Schultze, Ueber die Structurelemente des Nervensystems. Stricker's *Handbuch der Gewebelehre*. 1871.

<sup>2</sup> H. Schulze, Axencylinder und Ganglienzelle. *Dies Archiv*. 1878.

<sup>3</sup> Flemming, a. a. O.

swählt, wie die motorischen Nervenzellen vom Kalb, Rind, dann die grossen Formen der Spinalzellen bei verschiedenen Thieren, um die Structur der Grundmasse zu erkennen, und also auch die Frage zu entscheiden, ob Fibrillen in ihr vorkommen oder nicht.

Beobachtungen hierüber habe ich zuerst an dem Ursprungshügel der Nervenfortsätze bei Spinalzellen und motorischen Vorderhornzellen gemacht, die bei fast allen Fixierungsmitteln und mässig feinen Schnitten von 2 bis 4  $\mu$  Dicke eine feine Längsstreifung und daneben die Reihenstellung feinsten Körnchen erkennen lassen, von denen es in dickeren Schnitten und bei Immersionen von niedrigerer Apertur weiterhin sogar zweifelhaft sein kann, ob sie die Ursache der Längsstreifung sind oder ob noch eine weitere Differenzirung von Protoplasmaeilen zu Grunde liegt. Auch die Abgangsstelle der Dendriten bei den multipolaren Vorderhornzellen und den Purkinje'schen Zellen scheint ohne Weiteres als längsstreifig gegliedert. Ich glaubte anfangs, dass die zwischen den Nissl-Körpern gelegenen Nervenfibrillen, wie sie von M. Schulze<sup>1</sup> beschrieben worden sind, vor mir zu haben. Die streifige Structur habe ich an Praeparaten beobachtet, die mit Alkohol oder concentrirter wässriger Sublimatlösung fixirt worden waren; sie ist an diesen Zellen leichter und klarer zu beobachten, wie an anderen. Von der letzteren Fixierungsflüssigkeit (conc. wässriger Sublimatlösung) giebt auch Flemming<sup>2</sup> an, dass sie sehr wechselnde Bilder gegeben habe. Auf die wahrscheinlichen Ursachen dieser Erscheinung komme ich später noch zurück. Zur besseren Demonstration der Nervenfibrillen habe ich dann die von H. Schultze benutzten dünnen Lösungen (Chromsäure 1:1000, ammon. bichromic. 1:1000) angewandt und nachgeprüft; die Bilder, die man hierdurch bekommt, zeigen nun aber auf 1—1.5  $\mu$  Schnitten keine Fibrillenzüge mehr im Sinne parallel neben einander verlaufender feinsten Fäden, wie sie von jenen Beobachtern angegeben und abgebildet worden sind, vielmehr sind die Längsfibrillen, wenn man überhaupt noch dieselben so bezeichnen darf, überall und in regelmässiger Wiederkehr durch Querfäden verbunden (Fig. 10, Taf. IX). Dasselbe gilt für die Protoplasmaäste der Nervenzellen. Die Querfäden sind feiner wie die Längsfäden und können dadurch leicht der Beobachtung sich entziehen, zumal sie bei wenig intensiven Färbungen sich weniger leicht tingiren und bei nachträglichen Differenzirungen sich auch schneller entfärben.

Die in Folge der dünnen Fixierungsmittel erhaltenen Bilder (Figg. 9 u. 10

<sup>1</sup> A. a. O.

<sup>2</sup> A. a. O. *Anatomische Hefte*. 1896. S. 365.

Taf. IX u. Fig. 10 Taf. XI) entsprechen vollständig den Bütschli'schen Angaben und Abbildungen;<sup>1</sup> und ich kann mich ihm weiter auch darin anschließen, dass die Längsfäden und Querfäden nur Schnittbilder sind von in Reihen gestellten langgestreckten Waben. Auch die von Bütschli angewandten Fixierungsmittel, wie 15 Procent Alkohol mit Jodtincturzusatz oder 45 Procent Alkohol, die ich nachgeprüft habe, gaben ähnliche klare Bilder. Dass es sich um Längswaben hier handelt, folgt schon aus der genauen Beobachtung von Schnittbildern, die wiederholt flach angeschnittene Wabenwände zeigen und ferner daraus, dass man diese Waben z. B. mit wässerigen Farbstofflösungen (wie Gentianaviolett) anfüllen kann, die dann bei unvollständiger Entwässerung und schnellem Balsameinschluss vielfach gefüllt bleiben und dadurch oft eine brillante Anordnung in Reihen gestellter längs-ovaler Gebilde im Axencylinder geben.

Diese durch jene dünnen Fixierungsflüssigkeiten erhaltenen Bilder, die mit den von Bütschli angegebenen Befunden übereinstimmen, waren nun der Anlass für mich, eine Reihe weiterer Fixierungsmittel anzuwenden. Denn wenn die Fixierungen von 96 Procent Alkohol oder concentrirter wässriger Sublimatlösungen undeutlichere Bilder gegenüber jenen weniger concentrirten Flüssigkeiten gaben, so mussten von einer Reihe verschiedener Fixierungsmittel und den dadurch bedingten Differenzen in den Structurbildern sowohl Schlüsse auf die allen zu Grunde liegende gemeinsame Structur als auch auf die besondere Wirkungsweise der einzelnen Fixierungsmittel in Rücksicht auf die Deutlichkeit einer Structur zu erwarten sein.

Ich will vorausschicken, dass ich die zu besprechenden Fixierungsmittel zunächst daraufhin eingehender beobachtet habe, wie sie auf frisches Protoplasma wirken. Abgesehen von anderen Verhältnissen wirken sie alle zunächst stark vacuolisirend auf frisch bezw. lebend homogen aussehendes Protoplasma, so dass z. B. die völlig homogene hyaline Randzone der Amöben und Plasmodien von Chondrioderma difforme sofort wabig aussehend werden. Auch völlig homogen aussehende Protoplasmaäste der frisch zerpupften Nervenzellen werden, wie ich bereits in der ersten Abhandlung angegeben, vacuolisirt. Durch nachfolgende Schrumpfung, die nun bei den verschiedenen Flüssigkeiten

schwer auflösbar gemacht werden, so dass endlich falsche Deutungen möglich werden können. Dadurch, dass ich eine Reihe verschiedener und verschieden starker Fixierungsmittel angewandt und die dadurch erhaltenen Bilder verglichen habe, glaube ich verschiedene Differenzen in den abweichenden Ansichten anderer Untersucher mit auf solche Factoren zurückführen zu müssen.

### Structur des Axencylinders.

Ich gehe zunächst ein auf die Structur des Axencylinders, bei dem die meisten der Untersucher eine fibrilläre Structur beobachtet haben. Die herrschenden Ansichten hierüber geben folgende Ausführungen v. Kölliker's<sup>1</sup> wieder: „Bezüglich auf den feinsten Bau des Axencylinders, so kann jetzt schon als ganz sicher angesehen werden, dass derselbe wesentlich aus feinsten Fäserchen, den Axenfibrillen besteht, wie zuerst M. Schultze darlegte und dann besonders Hans Schulze,<sup>2</sup> Engelman<sup>3</sup> und ich selbst fester begründeten. Am besten erkennt man den feinsten Bau des Axencylinders nach v. Kupffer's, Boveri's und Jacobi's Vorgang an Längs- und Querschnitten von Nerven, die in dünner Osmiumsäure von  $\frac{1}{2}$  Procent gehärtet und mit Säurefuchsin (Kupfer) oder (Jacobi) mit Methylenblau, Vesuvin, Bismarckbraun oder saurem Ehrlich'schen Haematoxylin gefärbt waren.“

Diesen Ansichten kann ich mich nach meinen Beobachtungen nicht anschliessen, die mir überall eine netzförmige Structur des Axencylinders auf feinsten Schnitten gezeigt haben (Taf. IX, Fig. 10, Taf. X, Fig. 5), wie weiter unten ausführlicher beschrieben wird. Zunächst muss ich einige Angaben über die von mir gebrauchten Fixierungsmittel und sonstige Untersuchungsmethoden vorausschicken.

Ich habe ausser Osmiumlösungen in den verschiedensten Concentrationen noch wässrige Sublimatlösungen von verschiedener Stärke, Alkohol in verschiedenen Concentrationen, dann ausser den dünnen Lösungen von Chromsäure und Ammonium bichromicum nach dem Vorgang von M. Schultze u. H. Schulze noch Pikrinschwefelsäure nach Kleinenberg, das Alkohol-Chloroform-Eisessiggemisch nach v. Gehuchten und das Hermann'sche Gemisch angewandt. Ausser diesem habe ich noch eine Sublimatlösung benutzt, die zu 1 Procent in 40 Procent Aceton

gelöst wurde. Von diesen Fixierungsmitteln haben mir die regelmässigsten und deutlichsten Bilder vom feinsten Bau des Axencylinders das Gemisch von v. Gehuchten (60 Alcohol abs., 30 Chloroform, 10 Eisessig, dann 1 Procent Sublimat in 40 Procent Aceton und Pikrinschwefelsäure) gegeben. Die Structurbilder, welche man mit etwa 50 Procent Alkohol erhält, gleichen diesen auf letzterem Wege erhaltenen noch am meisten; starker Alkohol wie concentrirte Sublimatlösungen wirken, gewisse Fälle ausgenommen, in denen es sich wohl um sehr wasserreiches Protoplasma handelt, zu sehr schrumpfend und geben deshalb undeutlichere im Princip aber nicht abweichende Bilder. Auch die Fixierungen mit Hermann'schem Gemisch gaben in gewisser Tiefe des Gewebstückes entsprechende Structuren, während an der Oberfläche durch zu starke Quellung die Structur verwachsener wird, was auch in geringerem Grade von dem Alkohol-Chloroform-Eisessiggemisch von v. Gehuchten gilt. Ferner haben dünne Osmiumlösungen, welche viele Untersucher geradezu als nothwendiges Reagens für Darstellung der Axencylinderfibrillen bezeichnen, mir im Princip nicht andere Structurbilder gezeigt als die mit den übrigen genannten Fixierungsflüssigkeiten erzielten; besonders wenn man feine Schnitte in Wasser und mit enger Blende untersucht oder intensive Eisenhämatoxylinfärbungen vorangehen lässt und dann mit enger Blende in zur Hälfte mit Wasser verdünntem Glycerin beobachtet. Ich habe mich wiederholt und besonders auch bei den Fixierungen mit dünnen Osmiumlösungen überzeugt, dass, wie Bütschli mit Recht gegen Flemming hervorhebt, die Untersuchung bei intensiver Lichtquelle und offenem Beleuchtungskegel die zarten Verbindungsfäden auslöscht; kommt dazu noch eine differenzirte Färbung mit Anilinfarben — die Entwässerung mit Alcohol absolutus wirkt schon differenzirend auf die zarten Querschnitte —, so glaubt man wirklich eine echte fibrilläre Structur vor sich zu haben.

Bezüglich des Hermann'schen Gemisches muss ich hierzu des näheren noch hervorheben, dass dasselbe ausserordentlich schöne Fibrillen anscheinend giebt, wenn man die mehr der Oberfläche und der Schnittfläche zu gelegenen Axencylinder untersucht, nachdem sie mit Fuchsin gefärbt und dann durch Alcohol absolutus und Xylol im Balsam eingebettet sind. Ich besitze so hergestellte Praeparate von der Cauda equina des Kaninchens, die ungefähr 1  $\mu$  Schnittstärke haben und bei intensiver Beleuchtung leuchtend roth gefärbte Fibrillen etwas geschlängelt neben einander laufend und anscheinend ohne Querverbindung demonstrieren können. Ich habe die nächsten Schnitte, die nach gründlichster Auswässerung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt und in verdünntem Glycerin eingeschlossen sind, mit den vorhergehenden verglichen und beobachten

nen, dass längsmaschiger Bau vorliegt, dessen Längstheile dicker dichter gebaut sind, während die Querverbindungen feiner und blasser sehen.

Bei der Wichtigkeit der ganzen Frage, in wie weit optische Fibrillen getauscht werden können, citire ich hier ausführlich Bütschli,<sup>1</sup> dem ich in seinen hauptsächlich gegen Flemming und dessen Filartheorie gehaltenen Ausführungen anschliessen kann: „Man wird jedoch fragen, wie Flemming, ein so sorgfältiger, mit den besten Hilfsmitteln ausgerüsteter Forscher, vielfach versichern konnte, dass er sich „nie“ von der netzigen Structur mit Bestimmtheit zu überzeugen vermochte und sie deshalb auch zweifle. Ich glaube nun sowohl aus dem Hauptwerk von 1880, wie aus gleichzeitigen Abhandlung über die Structur der Spinalganglienzellen ersehen zu dürfen, dass Flemming gewissen, damals noch neuen Hilfsmitteln, etwas zu sehr getraut hat, dem Abbé'schen Beleuchtungsapparat. In beiden Abhandlungen finden sich Stellen, aus welchen hervorgeht, dass Flemming in der Regel bei sehr „hellem Licht“ des Abbé'schen Beleuchtungsapparates und ohne Blende untersuchte (s. S. 43, Spinalganglienzellen, S. 15) und die Ansicht hegt, dass die auf solchem Wege erhaltenen Bilder die eigentlich maasgebenden seien. Bei schlechterem Licht“ sah auch er die netzförmige Zeichnung des Masas. Ich glaube nun, dass sich Flemming irrt, wenn er das Bild bei hellem Licht bei weit geöffnetem Beleuchtungskegel für das correctere hält; denn wie auch von Anderen schon vielfach hervorgehoben wurde, ist die Deutlichkeit der Structuren unter intensiver Beleuchtung sehr, sehr gering, was sich ja ganz natürlich dadurch erklärt, dass unser Auge die bei starker Beleuchtung relativ sehr geringen Helligkeitsdifferenzen nicht mehr unterscheiden im Stande ist. Ich bin daher auch keineswegs der Ansicht Flemming's, dass die bei Abdämpfung der Beleuchtung hervortretenden netzförmigen Zusammenhänge der Fädchen oder Fibrillen auf Unklarwerden der Bilder beruhen, was bewirke, dass nun die über einander wegziehenden Fädchen für zusammenhängend erachtet würden. Vielmehr lässt sich gewiss nicht behaupten, dass das mikroskopische Bild bei Abdämpfung der Beleuchtung „undeutlicher“ werde; im Gegentheil wird es durch die Abdämpfung der Beleuchtung viel deutlicher und schärfer. Jeder kann überzeugen, dass es dabei viel deutlicher und schärfer wird. Ebenfalls könnten die höher oder tiefer ziehenden Fäden nicht gleichzeitig der Ebene deutlichen Sehens liegen, während netzige Zusammenhänge der Fäden in derselben Einstellungsebene vielfach auf das Sicherste zu constatiren sind. Alle diese Gründe machen mir es zweifellos, dass Flem-

<sup>1</sup> A. a. O. S. 115.



ming's Ablehnung des netzförmigen Gerüsts wesentlich auf die falsche Beurtheilung der Correctheit des mikroskopischen Bildes zurückzuführen ist.“

Von der Richtigkeit dieser Bütschli'schen Auseinandersetzungen über die Beobachtungsgrenzen solcher Plasmastructuren im mikroskopischen Bilde habe ich mich wiederholt überzeugen können.

Die Beobachtungen nun, die ich über die Structur des Axencylinders sowohl am Ursprung wie im weiteren intracerebralen oder peripheren Verlauf gemacht habe, sind theils unter den erörterten Beobachtungscautelen (Einschluss in schwächer lichtbrechende Medien wie Wasser, verdünntes Glycerin und Anwendung enger Blenden) angestellt worden, theils durch intensive und undifferenzierte Färbungen bei Balsameinbettung erzielt. Die Figg. 6 u. 10, Taf. IX, u. Fig. 5, Taf. X zeigen, dass von einer fibrillären Structur des Axencylinders nicht gut die Rede sein kann, wenn man unter Fibrillen isolirt nebeneinander laufende Fäserchen versteht. Von solchen Fibrillen habe ich mich weder im Axencylinder noch auch im Zelleib und den Dendriten, wie weiter unten gezeigt werden soll, mit absoluter Sicherheit überzeugen können. Es fragt sich zunächst, was man des näheren unter Fibrillen bisher verstanden und welche Bedeutung man ihnen für die Function des nervösen Protoplasma zugeschrieben hat. Die Fibrillen sollen nach der Theorie der fibrillären Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze der Fortleitung von Reizen dienen; ihre Anordnung in den Dendriten der Nervenzellen, ihre Ausstrahlung von denselben in den Zelleib, ihre Durchflechtung hier und ihre Fortsetzung endlich durch das ganze complicirte Fibrillengewirr des Zelleibes zu den zum Ursprungshügel des Axencylinders zusammenstrahlenden Fibrillen, die endlich als Axencylinderfibrillen weiter laufen, sollen die besondere Umleitung und Weiterleitung der die Zelle treffenden Reize bewirken. Ich verweise hierzu besonders auf die Abbildungen von Dogiel<sup>1</sup> und auf Kronthal,<sup>2</sup> der auf Quetschpräparaten von frischer grauer Substanz durch Methylenblaufärbung mit nachfolgenden Austrocknungen Fibrillen von Dendriten aus durch die ganze Zelle bis zu anderen Fortsätzen derselben verfolgt haben will. Nach anderen sollen die Fibrillen nicht durch die ganze Zelle hindurchlaufen, man hätte also noch innerhalb eines Neurons endende und wieder entspringende Fibrillen anzunehmen. Von ähnlichem Gesichtspunkte aus ist auch bereits

discutirt worden: „Eine noch ungelöste Frage ist, wie die Fibrillen bei den Theilungen der Axencylinder und bei der oben besprochenen Zunahme des Querschnittes derselben nach der Peripherie zu sich verhalten. Die einfachste Annahme ist offenbar die, dass die Fibrillen hierbei ebenfalls sich theilen, während sie in den Stämmen und Stämmchen einander parallel verlaufen. Andere Möglichkeiten wären die, dass die Fibrillen überall Netze bilden, oder dass im Verlaufe der Axencylinder neue Fibrillen auftreten, die keine Verbindung mit der Nervenzelle besitzen, welche beide mir wenig wahrscheinlich vorkommen.“

Die Fibrillen sollen ferner durch eine Art von Zwischensubstanz oder Kittsubstanz mit einander verbunden sein. Ich citire darüber v. Kölliker:<sup>1</sup> „Eine neue Auffassung des Axencylinders wurde von mir im Jahre 1884 angeteilt, indem ich den Satz aufstellte, dass derselbe aus Fibrillen und einer Kittsubstanz bestehe,<sup>2</sup> wofür Annahme auch Jacobi sich anschloss, indem er in Folge sorgfältiger Untersuchungen zu folgendem Ergebniss gelangte: Der Axencylinder ist ein Gebilde von festweicher Consistenz. Die Fibrillen derselben flottiren nicht im Serum, sondern sind durch eine homogene Zwischensubstanz verbunden, deren Festigkeit ungefähr der der Fibrillen entsprechen dürfte. Diese Zwischensubstanz, die ich später<sup>3</sup> Neuroplasma und Waldeyer Axoplasma nannte, schilderte dann Joseph an mit Osmium und verschiedenen Farbstoffen behandelten Nervenfasern als ein zartes Netzwerk, welches mit einem ähnlichen größeren Netzwerke des Markes verbunden sei, in dessen Maschen er sich die Fibrillen liegend denkt, die jedoch an seinen Praeparaten nicht gefärbt waren. In vollem Gegensatz hierzu meldet endlich Retzius,<sup>4</sup> dass dieses Netz ein Kunstproduct sei und nur aus den zusammengebackenen Fibrillen bestehe.“ Also nach Joseph eine netzförmige, nach Kölliker, Jacobi, Retzius homogene Zwischensubstanz. Nach Kupfer und Boveri soll aber die Zwischensubstanz flüssig sein und in ihr, einem Nervenserum, die Nervenfibrillen locker flottiren.

Ich citire dann noch Schiefferdecker,<sup>5</sup> der ebenfalls ausführlichst die Structur des Axencylinders studirt hat: „Was meine Ansicht von dem Bau des Axencylinders anlangt, so schliesse ich mich im Wesentlichen der Fibrillentheorie an. Vor wenigen Jahren kam ich zu dem Schlusse, dass der Axencylinder aus einem sehr weichen, wohl tropfbar-flüssigen, sehr wasserreichen Protoplasma bestände, mit einer sehr zarten, festeren Rinden-

schicht, die sich wohl als isolirte Hülle darstellen liesse. Fibrillen konnte ich nicht mit Sicherheit nachweisen und hielt die Existenz derselben daher für unwahrscheinlich. Jetzt habe ich mich bei neuen Untersuchungen von der Existenz der Fibrillen überzeugt, und habe weiter gesehen, dass die sonst noch vorhandene Substanz ganz meinen früheren Anschauungen entsprach, dass sie aber nicht tropfbar-flüssig ist. Der Axencylinder scheint mir also jetzt folgendermaassen beschaffen zu sein: Eine Anzahl sehr feiner Fäserchen, die „Nervenfibrillen“, sind eingelagert in eine hell durchsichtige, völlig homogen erscheinende, sehr weiche und wasserreiche Grundsubstanz, das „Axoplasma“, welches nach aussen begrenzt wird durch eine sehr dünne, festere Schicht, die „Rinde“ des Axencylinders.“

Zu diesen verschiedenen Angaben über die Structur des Axencylinders stellen sich meine Beobachtungen, die mich nicht von der Richtigkeit jener Darstellungen überzeugen konnten, folgendermaassen:

Die Axencylinder markhaltiger Nervenfasern (entspringende Axencylinder der Spinalzellen und motorischen Vorderhornzellen des Lumbalmarkes bei Kaninchen, Hund, Katze; Axencylinder der motorischen Zellen des Vorderhorns von Kalb und Rind, austretende Axencylinder der vorderen Wurzel bei diesen Thieren, Axencylinder der Rückenmarksstränge, der verschiedenen Leitungsbahnen im Hirnstamm und der verschiedenen Wurzelfasern der Kopfnerven; Axencylinder der Cauda equina von Kaninchen, Hund, Kalb und des N. ischiadicus vom Kaninchen und Frosch) zeigen nirgends deutlich isolirt neben einander laufende Fibrillen, sondern bestehen aus einem auf feinsten Schnitten ausserordentlich zarten längsmaschigen Netzwerk. Längsschnitte oder Querschnitte (Fig. 5, Taf. X) zeigen deutlich die netzige Structur; die Grösse der Maschen ist nicht überall die gleiche, so dass Differenzen zwischen benachbarten Axencyclindern sowohl, wie bei ein und demselben entstehen können, wodurch die maschige Structur deutlicher und dann wieder weniger leicht zu erkennen ist. In diesem Maschennetz zeigen sich ferner feinste bis etwas grössere Körnchen, die vielfach in den Knotenpunkten des Netzes liegen, vielfach aber auch zwischen den Lücken des Netzes so gelagert sind, dass immer zwei oder mehrere dieser Granula eine oder mehrere längsovale Lücken von wechselnder Länge und Breite zwischen sich fassen. Die Vertheilung dieser Körnchen ist keine gleichmässige, sowohl in der Länge wie in der Quere des Axencylinders (Figg. 6, 7, 8 auf Taf. IX, und Fig. 5 auf Taf. X), so dass man nie sich völlig gleichende Bilder auch bei benachbarten Axencyclindern antrifft. Die Körnchen stehen in der Länge des Axencylinders in bestimmten Reihen hintereinander, was sich aus ihrer Lagerung zum längs-

chigen Netz des Axencylinders erklärt; vielfach sind die Lücken zwischen benachbarten, in Reihen gestellten Granulis so fein, dass dieselben nur ein etwas gekörntes Fädchen (bei Fixirungen mit concentrirter Limatlösung, Osmiumlösungen und Chromosmium nach Altmann besonders häufig) erscheinen, zumal wenn man bei intensivster Färbung derselben noch mit weit offenem Beleuchtungskegel untersucht.

Ich will denjenigen Antheil des Axencylinderprotoplasmas, welcher bei angegebenen Fixirung längsfasrig structurirt erscheint, als Axospongium bezeichnen, und die ihm eingelagerten Körnchen, die wie ich weiter unten zeigen werde, auch in besonderer Vertheilung und Anordnung den Nissl-Körpern im Zellleib und den Dendriten der Nervenzelle vorzuziehen, allgemein als Neurosomen. Die Menge dieser Letzteren scheint nach meinen bisherigen Erfahrungen ausserordentlich zu schwanken; zumal wird sich diese bisher beobachtete Differenz wohl noch reduciren, wenn man die von mir angewandten Methoden noch gewisse Mängel anrechnet, welche, wie überhaupt bei allen Differenzirungsfärbungen, leicht zu Irrthümern über die Gesamtmenge der herausdifferenzirten Gebilde beiführen können. Doch sind die Differenzen immerhin und zumal bei verschiedenen mir gebrauchten Methoden beträchtlicher und constanter, so dass neurosomenärmere und neurosomenreichere Axencylinder unterschieden werden müssen. Bei den Nervenzellen werden sich gleiche Differenzen, später gezeigt wird, ergeben.

Meine hier kurz mitgetheilten Beobachtungen über das Axospongium stimmen am besten mit den Untersuchungen von Bütschli überein, die er angestellt hat, dass es nur anscheinende Fibrillen giebt, die stets punktirt sind, und dass sie überall durch blasse quere Fädchen verbunden sind, welche stets an den Knotenpunkten oder knötchenartigen Anschwellungen der Fibrillen zusammenspringen, dass also der Bau des Axencylinders in seiner ganzen Dicke ein netzmaschiger, mit etwas gestreckten und ziemlich regelmässig in der Längsrichtung hinter einander gereihten Maschen“ zu bezeichnen ist. Bütschli hatte schon Schwalbe<sup>1</sup> den netzförmigen Bau bei verschiedenen Nervenzellen beobachtet und bereits die von M. Schultze beschriebene fibrilläre Structur auf besondere Anordnung der Netzbälkchen zurückgeführt, weshalb er sich von der Existenz isolirter Fibrillen in den Ganglienzellen nicht überzeugen konnte. Die Beschreibung von Axencylinderquerschnitten, die Bütschli<sup>2</sup> giebt, mögen hier ausführlicher citirt werden: In solchen Praeparaten erkennt man nun auf's Deutlichste, dass der Axen-

<sup>1</sup> Schwalbe, Bemerkungen über die Kerne der Ganglienzellen. *Jenaische Zeitschrift für Medic. und Naturw.* Bd. X. Citirt nach Bütschli.

<sup>2</sup> Bütschli, a. a. O. S. 98.

cylinder nicht etwa punktförmige Durchschnitte isolirter Fibrillen zeigt, sondern einen recht schönen maschig-netzigen Querschnitt besitzt. Die Knotenpunkte des Netzwerkes treten in der Regel sehr deutlich hervor und es scheint auch, dass einige feine Granula in sie eingelagert sein dürften. Von besonderem Interesse ist ferner, dass die äusserste Maschenlage des Netzwerkes auch hier wieder deutlich senkrecht zur Oberfläche des Axencylinders gerichtet und das innere Maschenwerk keineswegs immer ganz unregelmässig ist, sondern häufig eine einfachere oder mehr mäandrisch verschlungene faserige Bildung aufweist.“ Bei Fixirung mit sehr verdünnten Lösungen habe auch ich oft die oberflächliche Maschenlage an Axencylinderquerschnitten deutlicher senkrecht zur Oberfläche orientirt beobachtet und dem entsprechend auch an einigen sehr feinen Querschnitten erkennen können, dass sie von mehr kleineren Maschen gebildet wird (Fig. 5, Taf. X). Dagegen muss ich zu den Angaben Bütschli's bemerken, dass solche Längsmaschenstructur des Axencylinders beträchtlichere Unterschiede in der Grösse der Maschen zeigt, je nach der Art und vor Allem nach der Concentration des Fixirungsmittels, so dass man einmal sehr deutliche und andererseits sehr undeutliche derartige Structurbilder erhält. So giebt 90 procentiger Alkohol sehr undeutliche Bilder, 45 procent. Alkohol oder endlich sogar 15 procent. Alkohol, welchen Bütschli mit etwas Jodzusatz angewandt hat, dagegen brillante Netzstructurbilder des Axencylinders auf feinsten Schnitten. Jene dünnen Chromsäure- und Ammoniumbichromicumlösungen, deren Anwendung hauptsächlich zuerst die Lehre vom fibrillären Bau der Nervenzellen zu verdanken ist, geben ebenfalls ausserordentlich schöne und deutliche derartige Netzbilder. Die Fixirungen mit Pikrinschwefelsäure nach Kleinenberg machen bereits etwas weniger deutliche Bilder, ebenso wie das Alkohol-Chloroform-Eisessiggemisch von v. Gehuchten. Concentrirte Lösungen von Sublimat, Chromsäure und Chromsäuresalzen, sowie auch die unverdünnte Müller'sche Flüssigkeit, bewirken andererseits sehr compacte Axencylinder mit undeutlicherer Längsmaschenstructur.

Solche auffallenden Unterschiede, die von der Wirkungsweise der verschiedenen Fixirungsmittel abhängig sind, geben einen gewissen Standpunkt gegenüber der Bütschli'schen Lehre von der Wabenstructur des Protoplasmas. Darin stimme ich Bütschli bei, wie schon gesagt, dass die Längsmaschenstructur des Axencylinders auf Längsschnitten nur das Schnittbild von einer Längswabung desselben ist. Ich möchte jedoch statt Längswabung zunächst die Bezeichnung Längsvacuolisirung gebrauchen, und zwar aus dem Grunde, weil die Fixirungsmitteln nach meinen Beobachtungen auf lebendes bzw. lebensfrisches Protoplasma stark vacuolisirend einwirken und man nicht angeben kann, ob das gleiche

Protoplasma im lebenden oder lebensfrischen Zustand entsprechende Structur abt hat. Nun ist klar, dass auf diese vacuolisirende Eigenschaft der Fixierungsmittel ein guter Theil der späteren Schnittbilder mit ihren Netz-  
 structuren auf solche Factoren zurückgeführt werden kann, und bei der  
 ere von der Wabenstructur des Protoplasmas oder des Axencylinders  
 diesem speciellen Fall ist jetzt noch sehr zu berücksichtigen in wie weit  
 ne Structuren auf künstlicher Vacuolisirung beruhen. Dass Proto-  
 smamassen bei verschiedenen Fixierungsmitteln sehr verschieden  
 tliche Wabenbilder oder richtiger Vacuolisationsbilder des be-  
 enden Protoplasmas geben, dass man mit anderen Worten durch ge-  
 etete Fixierungsmittel noch Protoplasamassen deutlich wabig erhalten  
 n, die es bei anderen Fixierungsflüssigkeiten nur undeutlich sind, giebt einen  
 rriff von der Wichtigkeit dieses Factors bei der Frage nach der Structur  
 Protoplasmas überhaupt. So geben z. B. jene dünnen Chromsäure- und  
 moniumbichromicumlösungen ausser den brillanten Wabenbildern des  
 encylinders und der übrigen Fortsätze der Nervenzellen auch vorzüglich  
 tliche Wabenstructuren der Fortsätze der Ependymzellen des  
 tralcanals des Rückenmarks (s. Fig. 5, Taf. IX). Dieselben Fortsätze  
 r sehen bei Fixirung mit dem Alkohol-Chloroform-Eisessiggemisch von  
 Gehuchten, welches bei den Nervenzellen und ihren Fortsätzen noch  
 tliche Vacuolisationsbilder giebt, nur undeutlich wabig aus, so dass  
 z. B. unmöglich ist die einzelnen Wabenlagen und Wabenwände mit  
 n Zeichenapparat nachzuzeichnen. Solche Differenz der Bilder erklärt  
 n aus den verschiedenen Eigenschaften der Fixierungsflüssigkeiten. Einmal  
 uolisiren dünnere Lösungen etwas mehr wie concentrirte, wozu dann  
 ter die nachträgliche schrumpfende Wirkung in Betracht kommt,  
 che Fixierungsflüssigkeiten in verschieden hohen Graden nach der an-  
 glichen Vacuolisirung des Protoplasmas ausüben und die wohl von ihren  
 agulirenden Eigenschaften abhängt, so dass dünnere Lösungen, weil  
 weniger energisch fällend wirken, auch weniger stark schrumpfen lassen.  
 e Flüssigkeiten welche nun Bütschli vielfach zur Fixirung benutzt hat,  
 d dünne Alkohole von 45, 40, 15 und 10 Procent mit und ohne Jod-  
 satz; über die Concentration der von ihm verwandten Pikrinschwefelsäure  
 er des Pikrinschwefelsäureosmiumgemisches habe ich keine Angaben finden  
 nnen.

Ich bin auf diese Fragen hier schon eingegangen, weil nach Bütschli  
 e Maschenweite der eigentlichen Protoplasmastructuren  $1\mu$  kaum  
 überschreiten soll, und alle gröberen Vacuolen nach ihm von diesen  
 eigentlichen oder echten Protoplasma-  
 waben zu trennen sind und  
 unterschieden werden müssen, was mir durchaus eine gekünstelte Annahme  
 sein scheint, da die verschiedenen Fixierungsmittel und vor Allem schon

verschieden starke Lösungen derselben bei der Deutlichkeit der Waben oder richtiger Vacuolen eine so grosse Rolle spielen.

Was nun den zweiten im Axencylinderprotoplasma von mir beobachteten Bestandtheil angeht, so scheinen die Neurosomen, wenigstens grossen Theils, mit den bereits von verschiedenen Beobachtern im Axencylinder beobachteten Körnchen identisch zu sein. M. Schultze<sup>1</sup> beschreibt zwischen den Fibrillen der Dendriten und des Zelleibes eine interfibrilläre körnige Substanz, die zwar auch im Anfang des Axencylinders vorhanden in seinem weiteren Verlaufe fehlen soll; die weiteren Untersuchungen von Hans Schulze<sup>2</sup> sprechen bereits von zwei Substanzen im Axencylinder, einer körnigen interfibrillären und der in Form von Fibrillen vorhandenen, eigentlich nervösen. Nach der Ansicht anderer Beobachter wie H. D. Schmidt,<sup>3</sup> sollen dagegen die Fibrillen aus reihenweise aneinandergefügtten Körnchen, den Nervous éléments, bestehen; auch Axel Key und Retzius<sup>4</sup> sprechen von Körnchen „die zu dicht gedrängten Längsreihen angeordnet sind“. Auch Altmann<sup>5</sup> glaubt, dass die Nervenfibrillen aus aneinandergereihten Granulis bestehen, welche dadurch die Nervenleitung besorgen. Die Kupffer'schen Körnchenreihen dagegen, von denen Altmann spricht und die zu seinen aus Granularenreihen gebildeten Nervenfibrillen interfibrillär liegen sollen und so den Muskelkörnern gleichen, beruhen wohl auf einer falschen Interpretation der Kupfer'schen Abhandlung. Kupffer<sup>6</sup> spricht sich vielmehr folgendermaassen in der von Altmann an der betreffenden Stelle citirten Abhandlung aus: „Zunächst erweisen diese Schnitte (Längsschnitte), dass die Pünktchen an den Querschnitten in der That longitudinal verlaufenden Fibrillen entsprechen und nicht etwa den Körnchen einer Zwischensubstanz; ferner ergibt sich, dass die Fibrillen in ihrem Verlauf gleichmässige Dicke bewahren, keine Knötchen zeigen, dass überhaupt jede Gliederung fehlt, auf die etwa die Querbänder der Fromman'schen Silberbilder bezogen werden könnten. Die Lehre von den „Nervous elements“ findet an diesen Praeparaten keine Stütze.“

<sup>1</sup> M. Schultze, a. a. O.

<sup>2</sup> H. Schultze, a. a. O.

<sup>3</sup> H. Schmidt, Summary of the principal facts elicited from a series of micro-

Nach v. Köl liker<sup>1</sup> sollen im Neuroplasma, seiner weichen Zwischen-  
 substanz, feine Körnchen unter dem Einfluss von Agentien wie Osmium auf-  
 treten, während Schiefferdecker<sup>2</sup> angiebt, dass er solche „an überhaupt  
 keinen Präparaten nicht gesehen habe“. Nach Letzterem sollen anderen-  
 seits aber die Fibrillen körnig zerfallen können, was auch Kronthal<sup>3</sup> an-  
 nimmt. Nach den Beobachtungen Bütschli's<sup>4</sup> kommen dagegen Körnchen  
 im Axencylinder und zwar dem Netzwerk eingefügt vor. Seine Beobachtungen  
 sind folgende: „Die anscheinenden Fibrillen sind stets punktirt, das heisst  
 sie zeigen in regelmässigen Entfernungen, welche etwas grösser sind wie  
 der Breitenabstand, dunklere punktförmige Stellen, welche den Eindruck  
 schwacher knötchenartiger Anschwellungen machen.“ „Die Knotenpunkte des  
 Netzwerkes (an Querschnitten) treten in der Regel sehr deutlich hervor und  
 es scheint auch, dass einige sehr feine Granula in sie eingelagert sein  
 könnten.“ An einer anderen Stelle werden diese eingelagerten Granula als  
 sehr klein und an Zahl gering angegeben. Meinen Beobachtungen zu Folge  
 stellen die Neurosomen des Axencylinders einen constanten und we-  
 sentlichen Bestandtheil des Axencylinders vor; sie sind nicht bloss den  
 Netzsträngen eingelagert, wie Bütschli gesehen hat, sondern auch  
 vielfach zwischengelagert, so dass sie als Scheidewände angrenzender  
 Längsmaschen bzw. Vacuolen (Fig. 6, Taf. IX) erscheinen. Von einigen  
 besonders deutlichen Längsschnitten besitze ich Photographien, die durch  
 Aufnahme mit starken Immersionslinsen gewonnen worden sind; dieselben  
 zeigen deutlich reihenweise gestellte Neurosomen mit abwechselnden kleineren  
 und grösseren Lücken.

Die Grösse der Neurosomen ist ferner eine nicht gleiche; es kommen  
 sehr kleine, aber noch gut zu beobachtende Körnchen vor und dann wieder  
 grössere, die nicht mehr deutlich rund, sondern etwas länglich oder recht-  
 eckig auf dem Längsschnitt aussehen und sich genau dem Zwischenraum  
 benachbarter Längsreihen des Maschennetzes einfügen. Auf Querschnitten  
 habe ich nur rundliche Formen beobachtet.

Ferner schwankt die Zahl und Vertheilung der Neurosomen im  
 Axencylinder ausserordentlich, wie ich durch viele an sehr verschiedenen  
 Stellen gemachte Beobachtungen, die ich aber noch nicht für völlig ab-  
 geschlossen halten muss, habe constatiren können. An manchen Axen-  
 cylindern habe ich auch eine eigenthümliche reihenweise Anordnung der Neu-  
 rosomen zu Querzonen gesehen (s. Fig. 5 links, Taf. X), die an die Fromman-

<sup>1</sup> Citirt nach Schiefferdecker, a. a. O. S. 198.

<sup>2</sup> Schiefferdecker, a. a. O. S. 202.

<sup>3</sup> A. a. O.

<sup>4</sup> Bütschli, a. a. O. S. 96 und 98.

Archiv f. A. u. Ph. 1897. Anat. Abthlg.



schen Silberbilder und seine Querbänder etwas erinnert. Bei anderen Axencylindern wieder war eine sehr unregelmässige Anordnung zu finden (s. Fig. 5 rechts, Taf. X), so dass Querschnitte durch Axencylinderstränge von diesem Neurosomentypus sehr variante Bilder geben. So habe ich z. B. an feinen Rückenmarksquerschnitten im Bereiche des Vorderseitenstranges dem entsprechende Bilder bei benachbarten Axencylindern beobachtet, von denen einige neurosomenfreie Querschnittsflächen zeigten, während andere 2, 3, 5, 6 Neurosomen in engerer oder weiterer Gruppierung erkennen liessen, die man sicherlich ohne Kenntniss von ihrer wechselnden Anordnung auf Längsschnitten und vom Standpunkte der Fibrillentheorie aus für besonders deutliche Querschnitte etwas dickerer Axencylinderfibrillen halten könnte.

Die Neurosomen des Axencylinders kommen am Ursprungshügel in constanter und regelmässig convergirender Reihengruppierung vor (Fig. 4, Taf. IX und Fig. 7, Taf. X), worauf ich noch bei Besprechung der Neurosomen des Zelleibes der Ganglienzellen etwas näher eingehen werde; sie sind andererseits bis zu den letzten Enden des Axencylinders von mir beobachtet worden und scheinen hier noch besonders dicht gedrängt aufzutreten. An den Enden vieler intracerebral verzweigten Axencylinder (Moosfasern der Kleinhirnrinde, Kletterfasern der Molekularschicht, Enden der Riechnerven in den Glomeruli, pericelluläre Endgeflechte an Trapezkernzellen, Zellen der *Formatio reticularis*, des Deiter'schen Kerns, des vorderen Acusticus-kerns, der Vorderhornzellen) sind sie ausserordentlich reich an Zahl. Ueber das Verhalten der letzten Axencylinderenden in der Körperperipherie habe ich noch keine völlig abschliessenden Beobachtungen gewonnen. Ich kann hier nur angeben, dass ich in den letzten Verzweigungen der Nervenstämmen innerhalb des Muskels (Hautmuskel beim Frosch, Intercostalmuskel beim Kaninchen, Zungenmuskel der Eidechse) zahlreiche Neurosomen beobachtet habe, und dass ich weiter zwischen den Inter cellularbrücken des Epithels der Mundhöhle der Eidechse Körnchenreihen und Strassen von feinsten Granulis gesehen habe, die vielleicht den intraepithelialen letzten Enden der sensiblen Schleimhautnerven entsprechen dürften. Ich werde bei einer anderen Gelegenheit noch hierauf zurückkommen.

Was nun endlich die Methoden anlangt, durch die ich diese besprochenen, im Axencylinderprotoplasma zu unterscheidenden beiden Bestandtheile (Neurosomen und Axospongium) habe beobachten können, so sind es im Wesentlichen folgende, die auch als Vorschriften für die Fixirung der Nervenzellen gelten:

Zur Fixirung von Stücken des Centralnervensystems wende ich häufig Pikrinschwefelsäure an; ein grosser Theil der beigegebenen Abbildungen

samt von so fixirtem Material. Ich lasse die Lösung 24 Stunden einwirken, wasche entweder einige Stunden in fließendem Wasser aus oder bringe die Stücke aus der Pikrinschwefelsäure zunächst in 20 proc. Alkohol und dann in von 10 zu 10 Procent steigenden Alkohol bis zur vollständigen Entwässerung, woran ich die Paraffineinbettung nach Anwendung mehrerer Alkoholxylolmischungen anschliesse. Mit Vortheil habe ich statt des Alkohols Acetonlösungen von gleicher procentiger Stufe angewandt; die Pikrinschwefelsäure wird ausserordentlich leicht extrahirt und das Gewebstück schrumpft weniger, was für die feinen Structuren sehr wesentlich ist. Aus absolutem Aceton bringe ich dann die Stücke durch drei Acetonxylostufen in erwärmtes Xylol, dann in Xylolparaffin und endlich in reines Paraffin. Die Pikrinschwefelsäure giebt deutlichere Bilder bei den Zellen und ihren Fortsätzen sowie auch den Ursprungshügeln von Axencylindern und den die Nervenzellen einschliessenden pericellulären Endflächen der Axencylinder. Bei den Axencylindern peripherer markhaltiger Nerven sind dagegen die Bilder weniger deutlich, vielleicht weil dem Eindringen der Pikrinschwefelsäure zu viel Widerstand durch die Markmassen gesetzt wird. Deshalb gebe ich zwei anderen Fixierungsmitteln den Vorzug, welche marklösende Eigenschaften haben, dem Gemisch von v. Gehuchten (Alcohol absolutus 60, Chloroform 30, Eisessig 10) und einer 1 proc. Lösung von Sublimat in 40 proc. Aceton, die mir besonders deutliche Structuren bei den Axencylinderfortsätzen der Spinalzellen gegeben hat (Fig. 4, Taf. IX u. Fig. 5, Taf. X). Beide Lösungen wirken sehr schnell und geben nur geringe nachträgliche Schrumpfungen. Bei der ersten Lösung wasche ich nach 24 Stunden Einwirkung in 60 proc. Alkohol aus und bringe dann durch allmählich steigenden Alkohol in Xylol u. s. w.; bei der Aceton-Sublimatlösung entwässere ich die Stücke durch langsam steigende Acetonlösungen.

Bei Anwendung dieser drei Fixierungsflüssigkeiten habe ich mit Vortheil die früher von mir angegebene Erythrosin-Methylenblau Doppelfärbung ausgeführt. Ich habe noch einiges an Kleinigkeiten bezüglich der Färbungsprocedur hinzuzufügen. Um sehr intensive Färbungen zu erzielen, so dass auch die feinsten Querschnitte der Längsmaschen beim Axencylinder gefärbt werden, lasse ich die Erythrosinlösungen längere Zeit erwärmt einwirken, so dass selbst dünnste Schnitte intensiv roth aussehen, spüle dann kurz in fließendem Wasser aus und bringe dann die Acetonmethylenblaulösung darauf, die wieder erwärmt einwirkt. Die Erythrosinlösung giebt nicht nur die Contrastfarbe ab nach erfolgter Differenzirung, sondern wirkt zugleich als Beize. Durch längeres bis kürzeres Einwirkenlassen der Methylenblaulösung, eventuell durch nochmaliges Einwirkenlassen neuer Aceton-Methylenblaulösung, nachdem die erste acetonfrei gewordene Lösung abgegossen worden ist, gelingt es die Neurosomen des Axencylinders [sowie auch die der Zelle und der Dendriten

ausser den Nissl-Körpern] mehr oder weniger intensiv zu tingiren. Die Farbennüance dieser beiden Gebilde hängt dann weiter von der nachfolgenden Differenzirung ab; für feinste Schnitte von  $1\mu$  Stärke nehme ich vielfach nur  $\frac{1}{30}$  procentige Alaunlösung, wodurch freilich die Differenzirung etwas langsamer vor sich geht, aber feinere Dichtigkeitsunterschiede der verschiedenen Granula der Nervenzellen (Neurosomen, Granula der Nissl-Körper) nachher zur Beobachtung kommen. Die Neurosomen sind nun bei der angegebenen Fixirungsflüssigkeit weniger dicht fixirt wie die energisch ausgefällten Granula der Nissl-Körper; sie geben leichter die Methylenblaufarbe ab, so dass sie bei nicht zu weit getriebener Differenzirung violett gefärbt bleiben, während die Granula der Nissl-Körper noch blau aussehen. Und da nun durch den absoluten Alkohol noch etwas Farbe (Methylenblau wie auch Erythrosin) extrahirt wird, so differenzire ich die feinsten Schnitte nur so weit durch Alaunlösung (manchmal genügt ein zwei- bis dreimaliges Uebergiessen), dass nur ein Theil der Methylenblaulösung abgegeben wird. Dann kurzes Abspülen in Wasser und möglichstes Entfernen des Wassers durch Fliesspapier. Zur vollständigen Entwässerung genügt dann eine kurze Einwirkung des absoluten Alkohols, wodurch eine grössere Extraction von Farbe verhindert wird. Danach bringe ich die Schnitte in Xylol. Man wird dann im fertigen Praeparat nach Einschluss in Benzincolophonium nach Nissl den netzmaschigen Antheil roth, die Neurosomen violett und bezüglich der Nervenzellen die Granula der Nissl-Körper intensiv blau gefärbt finden.

Als weitere Fixierungsmittel bei nachträglichen Färbungen mit Säurefuchsin nach Altmann und Pikrinsäuredifferenzirung oder mit Eisenhämatoxylin nach Benda oder Heidenhain, habe ich ferner das Altmann'sche Chromosmiumgemisch, das Hermann'sche Gemisch, sowie Lösungen von Palladium chloratum angewendet, welche letzteren für die Fixirung der Neurosomen die besten Resultate gegeben haben. Genauere Angaben über letzteres Fixirungsverfahren und Färbetechnik werde ich erst später mittheilen, weil der Methodik noch einzelne Unregelmässigkeiten anhaften. Die Fixirungen mit Chromosmium nach Altmann geben bei Axencylindern peripherer markhaltiger Nervenfasern, bei der Kleinhirnrinde, der Grosshirnrinde, dem Bulbus olfactorius Strukturbilder, welche im Wesentlichen von den anderen Fixirungen nicht abweichen, abgesehen von der Vacuolisationsgrösse, die ein sehr enges Axospongium giebt und andererseits oft eine Ringform der Neurosomen herbeiführt (Figg. 5 und 12, Taf. XI). Die

ervi olfactorii in den Glomerulis olfactoriis (Fig. 13, Taf. IX) verdanke ich solchen Fixagen. An sehr markreichen Abschnitten des Nervensystems, wie im Rückenmark und Hirnstamm, giebt dagegen das Chromosmiumgemisch wegen seines ausserordentlichen schweren Eindringens ungenügende Resultate. In den Vorschriften für die Färbung und nachträgliche Differenzierung weiche ich nur in Folgendem von den Altmann'schen Angaben ab: Die Neurosomen werden zwar sehr dicht durch das Chromosmiumgemisch fixirt, halten aber lange nicht so sehr wie die Granula der Drüsenzellen, des Muskels u. s. w. bei der starken Differenzirung durch die Pikrinalkohollösung den Farbstoff zurück, so dass die schliesslich gefärbt bleibenden Neurosomen lange nicht der wirklichen Anzahl entsprechen, wovon ich mich an demselben Praeparat durch andere Färbungen nachträglich überzeugt habe; darauf wird auch zurückzuführen sein, dass Altmann wenig Granula-structuren des nervösen Gewebes abbildet, und andererseits seine Abbildungen der Spinalganglienzellen nur eine Form der hier vorkommenden Typen ergeben haben. Ich wasche nun zunächst nicht nur die fixirten Stücke sondern auch noch die aufgeklebten Schnitte gründlichst aus (Altmann spricht davon, dass der Zweck der stark concentrirten Anilinölsäurefuchsinlösung sei, den Widerstand zu überwinden, welchen die osmirten Gewebe der Färbbarkeit entgegenzusetzen), wodurch sie viel leichter färbbar werden. Dann färbe ich längere Zeit unter drei bis viermaligem Erwärmen der Fuchsinlösung, spüle in Wasser ab und differenzire mit einer zur Hälfte bis ein Drittel verdünnten Pikrinalkohollösung. Doch werden auch bei dieser vorsichtigen Differenzirung noch einige Neurosomen entfärbt, wovon ich mich durch Kontrollfärbung mit nichtdifferenzirter Eisenhämatoxylinfärbung überzeugt habe.

Was nun des näheren die Protoplasmastructuren bei der Fixage mit dem Altmann'schen Chromosmiumgemisch anbetrifft, so zeigen sie ausser an Drüsenzellen u. s. w. deutlich auch am Axencylinder und in der Nervenzelle und ihren dendritischen Fortsätzen dicht und fein vacuolisirtes Protoplasma, wenn man feinste Schnitte in Wasser oder verdünntem Glycerin untersucht. Sie zeigen dann auch, besonders schön nach vorhergegangener Färbung mit Eisenhämatoxylin die Lage der Neurosomen zum Axospongium, die theils den Knotenpunkten des maschigen Netzes eingefügt sind, theils intravacuolär liegen. Ich möchte aus solchen Beobachtungen folgern, dass eine Uebereinstimmung zwischen der Altmann'schen Granulalehre, soweit sie in dem Protoplasma verschiedener Zellen Protoplasmakörnchen in besonderer Anordnung nachgewiesen hat und den Ansichten über den netzförmigen Bau des Protoplasmas respective der Bütschli'schen Wabenlehre sehr gut möglich wird. Von diesen maschigen, wabigen, auf feinsten Vacuolisirung des Protoplasmas beruhenden Structuren wird man nichts beobachten können,

wenn man das mit Chromosmium fixierte und in feine Schnitte zerlegte Zellprotoplasma nach einer Differenzierungsfärbung der Granula und bei intensivster Beleuchtung untersucht. Folgende Auseinandersetzungen von Bütschli<sup>1</sup> treffen auch nach meiner Beobachtung sicher in diesem Punkte das Richtige: „Wie aber wird man fragen, konnte Altmann seinerseits das Gerüstwerk des Plasmas völlig übersehen. Die Erklärung hierfür scheint ziemlich naheliegend. Er selbst empfiehlt, die Praeparate mit „offenem Beleuchtungskegel“ zu untersuchen, also unter Bedingungen, welche alle feineren blassen, wenig oder nicht gefärbten Structurelementen einfach auslöschen, wie ja schon oben (S. 115) erörtert wurde. Betrachten wir uns eine der Abbildungen Altmann's, z. B. die auf Taf. I abgebildete Pigmentzelle, welche gewissermaassen den typischen Bau der Zelle darstellen soll, so wird das eben Bemerkte noch klarer hervorgehen. Wir vermissen auf dieser Abbildung überhaupt jede deutliche Grenzcontour der Zelle, vielfach bemerkt man Häufchen oder Stränge von Pigmentkörnchen, die ganz isolirt ohne jede Verbindung mit der übrigen Zelle daliegen. Daraus dürfte doch wohl bestimmt hervorgehen, dass Altmann eben nur die Granula<sup>2</sup> beobachtet, das Plasmagerüst dagegen übersehen hat.“

Da Altmann für den Axencylinder eine granuläre Structur behauptet und speciell seine Fibrillen aus in Längsreihen gefügten Granulis bestehen lässt, und da andererseits meine Beobachtungen in der Grundmasse des Axencylinderprotoplasmas, dem Axospongium, zahlreiche Granula, die Neurosomen, gezeigt haben, zu welchen das Axospongium also intergranulär liegen würde, so erscheint es wichtig zu wissen, was Altmann unter Intergranularsubstanz verstanden hat, zumal da von ihm nach Bütschli das Plasmagerüst übersehen worden sein soll, welches nach Letzterem die Granula in seinen Knotenpunkten vereinigt. Altmann lässt sich über die Intergranularsubstanz folgendermaassen aus:<sup>3</sup>

„Von besonderem Interesse erscheint die Frage, was wir von der zwischen den Pigmentkörnchen befindlichen farblosen Substanz zu halten haben. Diese Frage ist auch auf alle anderen nicht pigmentirten Zellgattungen ausdehnbar; überall ist der Gegensatz von Granula und Intergranularsubstanz der leitende Gesichtspunkt, auf welchen wir Rücksicht nehmen müssen. Nach den Auffassungen derjenigen, welche die Ansicht von der Gleichartigkeit des Protoplasmas vertreten, würde die Intergranu-

inzu, welche hier möglich sind, so könnte umgekehrt die Granula lebendig, die Intergranularsubstanz aber todt sein, und drittens wäre die Möglichkeit gegeben, dass beide lebendige Fähigkeiten besitzen. Dass die Granula lebendig sind, dass werden wir in dem Nachfolgenden bei Beobachtung des Stoffumsatzes in ausgiebigster Weise zu sehen Gelegenheit haben; dass die Intergranularsubstanz lebt, ist ebenso gewiss, aber doch nur auf Grund der schon erwähnten und in den nachfolgenden vielfach dargelegten Thatsachen, dass sie aus kleinsten Elementen zusammengesetzt die Matrix für die heranwachsenden grösseren Elemente der Zelle darstellt. Wenn wir innerhalb dieser Intergranularsubstanz selbst bis zu den letzten Formelementen gelangt sind, und sei es auch nur in der Idee, dann bleibt immer noch zwischen diesen letzten Elementen ein Raum übrig, den wir als intergranulär bezeichnen müssen; dass auch dieser Raum etwa noch einen lebendigen und homogenen Inhalt besitzt, ist nirgends bewiesen. Bewiesen ist einzig nur, dass geformte Elemente lebende Eigenschaften haben und es wäre ein Widerspruch gegen die einheitliche Auffassung der Natur, wenn wir daneben noch ungeformte homogene Substanzen annehmen wollten.“

Von diesen wohl mehr theoretischen Ausführungen Altmann's aus würden also die Neurosomen des Axencylinders seinen Granulis, das Axospongium aber wenigstens theilweise der Intergranularsubstanz entsprechen. Denn da nach meinen Beobachtungen erstens die Neurosomen, welche in den Knotenpunkten des Längsmaschennetzes liegen, den Altmann'schen Granulis der Fibrillen entsprechen dürften, und zweitens auch die zwischengefügten Neurosomen hierher gehören, die auch hintereinander gestellt und vielfach so dicht liegen und nur durch so minimale Lücken unterbrochen sein können, dass sie festgefügte, stäbchenförmige oder fibrillenförmige Granulis vortäuschen können, so blieben also für die Intergranularsubstanz der Altmann'schen Lehre nur die reinen Fäden des Maschennetzes also das neurosomenfreie Axospongium übrig. Ob dieses homogen ist oder granulär, liegt wohl ausserhalb einer sicheren mikroskopischen Beobachtungsmöglichkeit und damit ausserhalb einer berechtigten Discussion. Ich habe aber den Eindruck, als ob überhaupt allerfeinste Granula, die im Axencylinder z. B. an den Knotenpunkten der feinsten Maschen liegen und vielfach leicht bei der Altmann'schen Methode sich schon entfärben und zu den etwas grösseren natürlich intergranulär liegen, die Beobachtungsbasis für die Lehre von der Intergranularsubstanz gegeben haben („dass die Intergranularsubstanz lebt, ist ebenso gewiss, aber doch nur auf Grund der Thatsache, dass sie, aus kleinsten Elementen zusammengesetzt, die Matrix für die heranwachsenden grösseren Elemente der

Zelle darstellt“). Jedenfalls habe ich die feinsten Quer- und ebenso die Längsfäden des Maschennetzes (mit Ausnahme natürlich jener knötchenartigen Anschwellungen) völlig homogen auch auf feinsten Schnitten von mit Chromosmium nach Altmann fixirten Axencylindern beobachten können.

Ich habe endlich noch zwei Fixierungsmethoden, die ich in ihrer Wirkung auf das Axencylinderprotoplasma studirt habe, kurz zu besprechen, das Hermann'sche Gemisch und Lösungen von Palladium chloratum.

Das Hermann'sche Gemisch giebt von der oben beschriebenen und erörterten Axencylinderstructur keine abweichende Bilder, wenn man unter den oben angegebenen Bedingungen (Einschluss in wenig stark lichtbrechende Medien nach vorhergegangener Eisenhämatoxylinfärbung und engere Blendenöffnung des Beleuchtungsapparates) untersucht. Nur ist hervorzuheben, dass die Bilder an der Oberfläche etwas andere sind wie in der Tiefe des fixirten Gewebsschnittes. Ich besitze Spinalganglien mit Axencylinderfortsätzen und Axencylinder der Cauda equina von Hund und Kaninchen, die mit Hermann'scher Lösung fixirt waren. Diese zeigen mir Folgendes: Die zuerst von dem Fixierungsmittel getroffenen (weil oberflächlich gelegen) Axencylinder sind ausserordentlich stark vacuolisirt, so dass sie zunächst den regelmässigen Maschenbildern der weiter innen gelegenen und später fixirten Axencylinderstränge nicht gleichen. Hier sieht man bei Fuchsinfärbung oder Eisenhämatoxylinfärbung und Einschluss in Balsam sehr deutlich und schön die längsmaschige Structur des Axospongium und zahlreiche ihm ein- und zwischengeordnete Neurosomen. Die oberflächlichen Axencylinder dagegen zeigen an denselben Praeparaten sich auffallend neurosomenarm (die spärlich vorhandenen sind ausserordentlich viel kleiner) und die netzige Structur des Axospongium ist wenig deutlich; man hat besonders bei etwas intensiverer Beleuchtung nur den Eindruck von etwas durch einander gemischten, wellig abgebogenen Fibrillen. Aehnliche Bilder bekommt man auch bei reinen Osmiumfixirungen zu Gesicht. Untersucht man nun diese anscheinenden Fibrillenstructuren bei intensiver Eisenhämatoxylinfärbung und in verdünntem Glycerin, so zeigen sich überall sehr feine Querfäden und hin und wieder vereinzelte kleinste Körnchen. Die Maschengrösse erscheint hier beträchtlich deutlicher, und ich glaube, dass eine sehr stürmisch einsetzende Vacuolisirung eine starke Dehnung und Verdünnung der Netzglieder bezw. Vacuolenwände herbeigeführt hat, was

Bedingungen anscheinend schöne Fibrillenstructurbilder geben, gezeigt, dass man in der Beurtheilung derselben sehr vorsichtig sein muss, weil sie, unter anderen Bedingungen untersucht, längsfibrilläre Maschenstructur zeigen.

Die Fixirungslösungen, welche Palladium chlorat. enthalten, geben Bilder, welche den Fixirungen mit Osmiumlösung, Hermann'schem Gemisch sehr gleichen, auch in Bezug auf ihre verschiedenen Vacuolisirungen, so dass man sehr grobmaschige und sehr feinmaschige Bilder des Axospongiums erhält; sie schwärzen ebenfalls die Markmassen. Sie haben vor diesen Flüssigkeiten voraus, dass sie die Neurosomen sehr dicht fixiren, so dass sie sich sehr intensiv färben lassen und sicherere Differenzirungen gestatten. Diese Palladiumlösungen haben mir die zuverlässigsten Neurosomenbilder gegeben (Fig. 8, Taf. IX). Ich werde später auf die betreffende Methodik eingehen, wenn ich die peripheren Nervenendigungen, insofern sie Neurosomenzüge und Anhäufungen erkennen lassen, beobachtet habe.

Welche Bedeutung den beschriebenen Axencylinderstructuren für die functionelle Leistung dieses Nervenzellenfortsatzes, welcher der Fortleitung der Nervenreize theils zu anderen Nervenzellen, theils in die Körperperipherie zu den verschiedenen Organen, theils auch die Hinleitung der von den specifischen Organen aufgenommenen Sinneserregungen zum Centralnervensystem zukömmt, dürfte für's erste und jedenfalls nicht ohne breiteste experimentelle Basis zu entscheiden sein. Ich glaube jedoch nicht, dass die Leitung des Nervenreizes durch die discontinuirlich gereihten Neurosomen allein, wie es Altmann von seinen im Axencylinder zu Fibrillen gereihten Granulis annimmt, geschieht; dass aber andererseits das Axospongium nicht ausschliesslich dieser Function vorsteht, ist deshalb nicht so ohne Weiteres anzunehmen, weil es zunächst unentschieden bleiben muss, inwieweit dieser Theil des Fixirungsbildes vom Axencylinderprotoplasma realen Verhältnissen des lebenden nervösen Protoplasmas entspricht. So weit ich dasselbe im lebenden Zustand an den Schwänzen von Froscharven, Triton, Pelobates und Salamandra maculata mit Immersionssystemen habe beobachten können, ist es mir als homogenes Protoplasma erschienen. Da nun aus solchem nach meinen Beobachtungen ein feinschaumiges oder dicht vacuolisirtes Protoplasma durch entmischend wirkende Fixierungsmittel entstehen kann, wobei die Neurosomen als Fällungsgranula im Sinne von A. Fischer aufzufassen wären, so muss es um so schwieriger erscheinen, solche erhaltenen Structuren zur Erklärung physiologischer Probleme begründet verwerthen zu können. Somit würde dem lebenden Axencylinderprotoplasma als Ganzem die Function der Reizfortleitung zukommen, wodurch jedoch nicht behauptet werden soll, dass nicht innerhalb desselben durch vitale chemische Veränderungen vielleicht besser



oder weniger leitende Abschnitte entstehen, aber auch wieder verschwinden können. Durch solche vitalen Vorgänge könnten Structures also auftreten, welche eine vorwiegende Längsleitung von Reizen im Axencylinder dadurch bedingen, dass die Längswände der Vacuolenreihen, oder um vom Schnittbild zu reden, die längsfibrillären Züge des Maschennetzes, die dicker und auch dichter am fixirten Axencylinderprotoplasma ausfallen, hierfür günstigere Bedingungen geben, wie die feineren queren Plasmabrücken. Jedenfalls möchte ich aber als Schluss dieser ganzen Betrachtungen hervorheben, dass eine specielle Leitung von Reizen längs besonderer Fibrillen im Axencylinder nach meinen Beobachtungen über die Structur des Axencylinders nicht bestehen und angenommen werden kann.

Nach diesen Auseinandersetzungen kann ich mich nun der früher von Leydig<sup>1</sup> aufgestellten und in gewisser Richtung von Nansen<sup>2</sup> veränderten Theorie, nach welcher das vom Spongioplasma umhüllte und eingeschlossene Hyoloplasma das eigentliche nervöse und den Reiz leitende Princip vorstellen sollen, nicht anschliessen. Im besonderen habe ich für die Existenz der Nansen'schen Primitivröhren, aus welchem der Axencylinder wie die Nervenzelle überhaupt bestehen soll, keine Anhaltspunkte in meinen Beobachtungen finden können und brauche um so weniger auf diese Theorie hier weiter einzugehen, da bereits Bütschli in ausführlicher Weise ihre Haltlosigkeit dargelegt hat, wobei er auch bereits seine Ansicht über das Leitende im Axencylinder angiebt. Ich citire hierzu die betreffende Stelle:<sup>3</sup> „Wenn das aber richtig ist (Wabenbau des Axencylinders), so scheint es durchaus nothwendig, die Gerüstsubstanz als Substrat der Nervenleitung zu betrachten, denn sie allein erstreckt sich continuirlich durch die Axencylinder und ist daher in der Lage, die Leitung zu bewerkstelligen. Auch die von Pflüger (1889) gegen Leydig's Ansicht hervorgehobenen Gründe scheinen mir wichtig. Pflüger bemerkt: „diese Annahme sei deshalb unwahrscheinlich, weil die Nervenfasern nur durch längs gerichtete, nicht aber durch quere Ströme erregt würden, weshalb die Fibrillen die eigentlichen activen und erregbaren Bestandtheile sein müssten. Auch mit unserer Ansicht über die Constitution des Axencylinders scheint diese Ansicht verträglich, da ja die Querverbindungen, welche wir finden, durchaus discontinuirliche sind, sich aber von den längsgerichteten Zügen des Gerüstwerkes wesentlich unterscheiden.“

leitungen aus Fixungsbildern auch reale Bedeutung für das lebende Axencylinderprotoplasma und seine Reaction auf Reize haben müssen. Aber auch abgesehen hiervon und vorausgesetzt, dass wirklich die „Gerüstsubstanz Substrat der Nervenleitung“ ist, erscheint mir die Bütschli'sche Erklärung nicht völlig stichhaltig. Denn die Querverbindungen sind doch nur als solche, an und für sich betrachtet, in discontinuirlicher Gruppierung; sie aber überall mit den Längstheilen des spongiösen Axencylinderprotoplasmas continuirlich zusammenhängen, so können natürlich die Reize überall von den Längsbalken durch solche Verbindungen auch im gesammten Axencylinderprotoplasma der Quere nach ausbreiten. Hierbei würden dann vielleicht noch die zwischen die Längsbalken eingelegten Neurosomen zu berücksichtigen sein. Ich weise hierzu auf die Kühne'schen Versuche am gespaltenen musc. sartorius vom Frosch hin, die in vorzüglicher Weise sich aus solchen Verhältnissen erklären lassen. Die Versuchsanordnung ist hierbei bekanntlich die, dass, wenn von dem einen gespaltenen Muskelzipfel — beide Muskelzipfel werden von einer sich gabelig theilenden Nervenfaser erregt — aus die betreffende ihn innervirende Axencylinderhälfte gereizt wird, jede Reizung durch eine Zuckung in dem anderen Muskelzipfel beantwortet wird. Es erfolgt also die Uebertragung des in der einen erregten Theilfaser aufsteigenden Reizes in der Quere des Protoplasmas der Nervenfaser auf die andere Theilfaser, in welcher er dann absteigend verläuft.

### Structur des Zelleibes und der Dendriten.

Das Protoplasma des Axencylinders geht continuirlich, sowohl das Axospongium als auch die in ihm enthaltenen Neurosomen betreffend, in die Grundmasse des Leibes der Nervenzellen über, der nur eine weitere und wichtige Complication dadurch erfährt, dass ihm die Nissl-Körper in den mannigfachsten Formen eingelagert sind. Andererseits setzt sich die Grundmasse des Zelleibes continuirlich in diejenige der Dendriten fort, an deren Anfangsabschnitten noch eingelagerte Nissl-Körper zu beobachten sind. Um gleich etwas Wesentliches vorweg zu betonen, habe ich eine principielle durchgreifende Structurdifferenz des nervösen Protoplasmas oder der Grundmasse der Nervenzellen in den verschiedenen Abschnitten der ganzen Ganglienzellen (Axencylinder, Zelleib, Dendriten) insofern nicht beobachten können, als es sich überall um fein vacuolisirtes Protoplasma handelt. Die Unterschiede jedoch, die sich, abgesehen natürlich von dem Vorkommen und der Vertheilung der Nissl-Körper, auffinden, betreffen die Maschengrösse und Maschenform des Schnittbildes dieses vacuolisirten Protoplasmas, die sich auf kleinere oder grössere Vacuolisirung desselben zurückführen lassen werden,

die Dichtigkeit dieser Maschenfäden resp. der Vacuolenwände und die Zahl und Gruppierung der Neurosomen. Die auf Fixirungsbildern vacuolisirt erscheinende Grundmasse des Zellleibes und der Dendriten verhält sich gewissen Farbstoffen (z. B. Hämatoxylin) gegenüber anders wie diejenige des Axencylinders, die dort als Axospongium bezeichnet wurde; sie ist weniger dicht beschaffen, wie weiter unten gezeigt werden soll. Ich will sie deshalb kurz als Cytospongium bezeichnen.<sup>1</sup>

Das Cytospongium der Nervenzelle bildet also in seinem Uebergang zum Axospongium die Stelle des Ursprungshügels, für welchen, wie zu beobachten ist, gewisse Aenderungen der Maschenform und -Grösse charakteristisch sind. Die langgestreckten Maschen des Axencylinders werden, je weiter in's Innere des Hügels, um so kürzer, so dass sie viel mehr rundlich oder vieleckig als oval oder rechteckig erscheinen. Oft treten hier auch Maschen auf, die um das Doppelte und noch mehr die Grösse der Axencylindermaschen übertreffen. Man findet das nicht durchweg bei allen Axencylinderhügeln; bei Spinalzellen habe ich solche Unterschiede sehr ausgeprägt gefunden.

Die radiäre Streifung des Axencylinders, wie sie von allen Beobachtern am Axencylinderhügel beschrieben worden ist, führe ich nicht auf zum Axencylinder convergirende Fibrillen zurück, sondern auf die beschriebene Aenderung der Maschen- oder Vacuolenform, welche eine Convergenz der Längsbalken bzw. Längswände bedingt. Ich halte deshalb auch dafür, dass diese Bezeichnung nur als Ausdruck einer nicht vollständig scharfen Auflösung der Structur hier entstanden ist. Jene Convergenz bewirkt natürlich secundär eine entsprechende Figurierung der Neurosomenreihen (siehe Fig. 4, Taf. IX bei der Spinalzelle und Fig. 7, Taf. X bei der Zelle der *Formatio reticularis*). Aehnliche Verhältnisse werden wir an der Abgangsstelle der Dendriten vom Zellleib wiederfinden.

Die Grundmasse des Protoplasmas im Nervenzellleib erfährt ferner eine gewisse Aenderung durch gewisse in ihr im Leben vorhandene Stoffe, die unter dem Einfluss von Fixierungsmitteln gefällt werden und so als entstehende Haufen und Streifen granulärer Bildungen eine Ursache abgeben können von ver-

der fibrilläre Beschaffenheit des Plasmas der Ganglienzellen“ von der Anordnung bzw. der Dehnung und Streckung der Maschen“ ab. Vorzüglich zeigt sich dies ausgesprochen, wenn man nach vorhergegangener einer Neurosomenfärbung verschiedene Zelltypen, die in der Con-  
 uration der Nissl-Körper erhebliche Unterschiede zeigen, aufhin unter einander vergleicht, wie die Gruppierung der Neuro-  
 men sich zu den Nissl-Körpern verhält. Ich verweise hierzu auf  
 Figg. 1—3, Taf. XI.

So sind bei den Spinalzellen die die grobscholligen Formen der  
 Nissl-Körper zeigenden Typen durch eine sehr in die Augen fallende  
 einseitige Reihung der Neurosomen charakterisirt, welche sich in  
 einfacheren Windungen zwischen den granulären Klumpen der  
 Nissl-Körper hinziehen, in gesetzmässiger Anordnung offenbar  
 der Oberflächenform dieser Massen. Bei etwas dickeren Schnitten (2—3  $\mu$ )  
 kann man vorzüglich durch Drehen der Mikrometerschrauben diese räumliche  
 Anordnung der Neurosomen zu den fest gefügten Haufen und Strassen der  
 Nissl-Körper sich zur Anschauung bringen. Gleiche Verhältnisse zeigen  
 auch die Purkinje'schen Zellen, welche deutliche grobschollige Ver-  
 theilung der Nissl-Körper haben. Umgekehrt finden diese beschriebenen  
 Details sich nicht bei den Formen der Spinalzellen, bei denen die Nissl-  
 Körper als fein vertheilte Granulationen den ganzen Zellleib in  
 sehr diffuser Anordnung anfüllen. Diese werden aus den angedeuteten  
 mechanischen Principien verständlich, die sich durch jene künstliche  
 Bildung der Nissl-Körper im Cytospongium und den ihm ein-  
 gefügten Neurosomen geltend machen müssen. Dass im Zellproto-  
 plasma durch Fixierungsmittel entstehende Fällungen solche Einflüsse auf  
 die Umgebung haben, dürfte sicherlich zu Recht bestehen. Doch gilt dies  
 nicht in einseitiger Weise. Es wird sich weiter unten zeigen, dass die  
 Maschenstructur des Protoplasmas bzw. der Wabenbau im Bütschli'schen  
 Sinn sich zum grossen Theile verstehen lässt, wenn man zur Interpretation  
 dieser die Eigenschaft der Fixierungsmittel berücksichtigt, auf lebendes oder  
 lebensfrisches Protoplasma stark vacuolisirend zu wirken. Und da die  
 definitive Form der Vacuolen von der äusseren Form des betreffenden  
 Protoplasmas bzw. von den in ihm vorhandenen festeren Gebilden zum  
 Theil abhängig sein wird, muss weiter eine entsprechende Rückwirkung  
 auf die Formbildung der entstehenden Nissl-Körper resultiren. Nicht ohne  
 solche tiefere mechanische Ursachen sind die Nissl-Körper der in die  
 Länge gezogenen cylindrischen Dendriten zum grossen Theile auffallender  
 Weise spindelförmig oder streifig gestaltet.

Was nun des Näheren die Maschenstructur des Protoplasmas im Zell-  
 leib anlangt, so haben mir meine Beobachtungen gezeigt, dass eine ausser-

ordentlich grosse Variationsbreite in der Maschenform und Grösse hier besteht, so dass man ausser solchen Typen, die ein sehr enges Cytospongium zeigen, Formen findet, die durchweg eine grössere Maschenweite erkennen lassen, wobei innerhalb einer Zelle annähernd gleiche Maschengrösse vorherrscht. Es sind also unter den gleichmässig vacuolisirten Nervenzellen eng- und weitmaschige Untertypen zu unterscheiden. Vielfach zeigen noch embryonale Nervenzellen den letzteren Typus in auffallend grosser Anzahl. Doch finden sich auch beim erwachsenen Thier beide Formen und oft unmittelbar neben einander, so bei den Purkinje'schen Zellen, den Mitralzellen, den Vorderhornzellen u. s. w. Vorzüglich kommt diese Differenz auch in den Dendriten der Nervenzellen zum Ausdruck. Gegenüber diesen Formen sind die unregelmässig vacuolisirten Nervenzellen dadurch charakterisirt, dass sie nur in einem Abschnitt des Zelleibes grössere Vacuolen zeigen und damit eine gröbere Structur des Cytospongium. So zeigen viele Purkinje'sche Zellen z. B. oft solchen weiteren, löcherigen Bau der Grundmasse an der der Körnerschicht zugekehrten Fläche des Zelleibes; ferner findet man solche Partien mitunter an der Abgangsstelle grösserer Dendriten, wie bei den grossen multipolaren Zellen des Vorderhorns, verschiedener motorischer Nervenkerne, der *Formatio reticularis*. Eine dritte häufig zu bearbeitende Gruppe bilden diejenigen Nervenzellen, welche nur an der Oberfläche oder in der Aussenschicht stark vacuolisirt sind (s. hierzu S. 263). Ich glaube, dass bei allen diesen Arten physiologische Differenzen vorliegen, so dass je nach dem verschiedenen functionellen Zustand, in dem sich im Moment der Fixirung die betreffende Zelle befindet, solche abweichende Structuren resultiren können. Ueber diese hier nur kurz angedeuteten Unterschiede im Cytospongium verschiedener Nervenzellen werde ich mich erst später äussern können und durch Abbildungen Belege geben, wenn ich über eine grössere experimentelle Basis verfüge als sie mir jetzt vorliegt; denn es dürfte klar sein, dass die Erkennung experimentell hervorgerufener Differenzen durch solche ausserordentliche Variation in der Form des Cytospongiums sehr erschwert ist, und dass andererseits Versuche, solche auffallenden Abweichungen auf Verschiedenheiten von Functionszuständen zurückzuführen, einer möglichst breiten Versuchsreihe bedürfen.

Was weiter die Zahl und Gruppierung der Neurosomen im Zellprotoplasma anbetrifft, die eine besondere Beziehung zu den grobscholligen Formen der Nissl-Körper erkennen liessen, zwischen denen sie in Form kurzer gewundener und fadenförmiger Züge verlaufen so fasse ich meine Untersuchung hierüber nur als vorläufig abschliessende auf, weil die Methodik noch keine völlig feste geworden ist. So habe ich z. B. die

ausgeprägt multipolaren Zellformen vom motorischen Typus aus solchen technischen Gründen noch nicht hierin studiren können; nur die Form der Spinalzellen, der Purkinje'schen Zellen, der Mitralzellen und der grossen Zellen des Nucleus dentatus habe ich ausführlicher hierin untersuchen können. Ich kann weiter auch noch nicht tiefer darauf eingehen, wie gross die Schwankungen in der Zahl der Neurosomen bei gleichen Zelltypen ist. Das solche Unterschiede und anscheinend beträchtlicher Art auch den bisherigen Beobachtungen vorkommen können, dafür verweise ich auf die beigegebenen Abbildungen von Spinalzellen (Figg. 1 bis 3, 6, Taf. XI) und Purkinje'schen Zellen (Fig. 8, 9, Taf. XI).

Wie schon mehrfach betont, sind statt der deutlich erkennbaren Neurosomenreihen im Zellleib, den Dendriten (siehe Fig. 7, Taf. XI bei der Purkinje'schen Zelle) und im Axencylinder (siehe Fig. 13, Taf. XI bei den Nervi olfactorii) feinste Stäbchen, oder mit anderer Bezeichnung kurze Fibrillen von gleicher Färbungsreaction vielfach von mir beobachtet worden. Hierüber liegen bereits Abbildungen und Beschreibungen von Altmann<sup>1</sup> vor (siehe Taf. XIII u. XIV). Seine Abbildungen von den Purkinje'schen Zellen (Fig. 3 a—c, Taf. XI) zeigen im Vergleich zu den von mir abgebildeten nur deutlich gegliederte Neurosomenreihen, während ich vielfach auch an denselben Zellen solche in Frage stehende, stäbchenförmige Gebilde beobachtet habe. Mitunter kann man diese eigenthümlichen Stäbchen auch an mit dünnen Osmiumlösungen fixirten Nervenfasern beobachten als scheinbare Anschwellungen Lösungs-fibrillärer Züge. Diese stäbchenartige Fäden zeigen alle Uebergänge von einer mehr compacten Form zu deutlichen Neurosomenreihen; man findet sie theils leicht durch sehr feine Einkerbungen gegliedert, theils deutlicher zerschnürt, so dass sie schon mehr perlschnurartig erscheinen. Aus diesen Uebergängen möchte ich nur schliessen, dass es sich hier um eine wechselnde, engere oder weitere Aneinanderlagerung sehr kleiner Neurosomen handelt, die deshalb den Eindruck eines compacten Fädchens machen, weil die Auflösungskraft selbst der besten Immersionslinsen hierzu nicht ausreicht.

Diese von mir beobachteten Neurosomenreihen, die wohl sicherlich mit den von Altmann durch seine besondere Methode auch in den Nervenzellen zum Theil nachgewiesenen Granulis identisch sind, geben nun, wie ich glaube, einen nicht unwichtigen Anhaltspunkt, von dem aus sich Mancherlei der von anderen Forschern und besonders in letzter Zeit von Bogiel beobachteten Fibrillenstructur der Nervenzellen auch anders beurtheilen und erklären lässt, als vom Standpunkt der Fibrillentheorie.

<sup>1</sup> A. a. O.

In seiner letzten Mittheilung<sup>1</sup> giebt Dogiel von der fibrillären Structur der Nervenzellen Folgendes an: „Bei genauer Durchsuchung meiner Praeparate bemerkte ich in den Spinalganglienzellen, ebenso wie in den Zellen der Retina und des Centralnervensystems, ausser der chromophilen und der Grundsubstanz noch Fibrillen. Die chromophile Substanz erscheint meist in der Form von sehr kleinen Körnchen, weit seltener in der Form von Körnern und am seltensten als kleine, eckige Schollen. Sie findet sich nicht nur im Körper jeder Zelle, sondern auch im Conus, mit dem der Axencylinderfortsatz seinen Anfang nimmt. In den grossen Zellen erscheint die chromophile Substanz vorzugsweise in der Gestalt kleiner Körnchen, in den kleinen dagegen häufiger als Körner und Schollen, die weit kleiner sind als z. B. die Schollen der Retinazellen und der motorischen Zellen des Rückenmarks. Die Grundsubstanz erscheint gewöhnlich structurlos und färbt sich entweder garnicht mit Methylenblau oder wird nach langer Einwirkung sehr intensiv gebläut. Die Fibrillen färben sich, wie man fast an jedem Praeparate sehen kann, mehr oder weniger intensiv. Sie sind sehr fein und in zwei Systemen geordnet, aber nicht nur im Eintrittskegel, wie Flemming in seinen interessanten Arbeiten schreibt, sondern auch im Körper jeder Zelle. Stellen wir uns die Grundform der Zelle als kugel- oder eiförmig vor, so bilden die Fibrillen, wie man an beifolgender Zeichnung sehen kann (Fig. 6), an der Peripherie eine Reihe dicht gestellter Parallelkreise, die sich in den Eintrittskegel und sogar bis in einen Theil des Fortsatzes selbst verfolgen lassen. Im centralen Theil der Zelle dagegen bilden die Fibrillen eine Reihe von Meridianen, welche sich allmählich gegen den Conus des Fortsatzes hin einander nähern und sowohl in den Conus, als auch in den Fortsatz selbst übergehen.“

Hiernach wäre also in den Spinalzellen ein besonderes und, wie weiter noch von Dogiel ausgeführt ist, von anderen Zellen, speciell den motorischen Zellen, verschiedenes Fibrillensystem vorhanden, dem natürlich dann besondere physiologische Dignitäten zukommen würden.

Diese Fibrillenzüge nun, von denen Dogiel spricht, sehen auf der betreffenden Abbildung durchweg granulär aus, sie erscheinen als Reihen feinsten Körnchen. Und deshalb glaube ich, dass solche Fibrillen mit den von mir in den Spinalzellen beobachteten Neurosomenreihen identisch sind. Bei dickeren Schnitten, die Dogiel den ganzen intercellulären Fibrillenverlauf sogar nach seiner Meinung gezeigt haben, ist natürlich eine gewisse Täuschung über den Zusammenhang dieser Fibrillenkörnchen sehr

<sup>1</sup> A. S. Dogiel, Der Bau der Spinalganglien bei den Säugethieren. *Anatom. Anzeiger*. Bd. XII. 6.

icht möglich, so dass sie das Aussehen fädiger Fibrillen annehmen können.

Dogiel<sup>1</sup> hat weiter von den Nervenzellen der Retina eine fibrilläre Structur angegeben; ich kann dieselben an meinen, nach der obigen Methode hergestellten und gefärbten sehr dünnen Schnitten, nicht auffinden. Meine Abbildungen auf Taf. XX, Fig. 1B, C, zeigen vorzüglich die Färbung der Neurosomenreihen, die nach diesen Beobachtungen Dogiels sich also erst mit Methylenblau vital färben würden (Granulaperiode nach Dogiel). Wichtig ist für meine Ansicht, was Dogiel über den Zusammenhang dieser Granula im Folgenden angiebt: „Gewöhnlich befinden sich die Körnchen, welche zum Bestand der Reihen gehören, so dicht aneinander, dass es oft, gar bei starken Immersionen, fast unmöglich ist, die Zwischenräume zwischen ihnen zu unterscheiden und mit voller Bestimmtheit zu sagen, ob man im gegebenen Falle keine Fäden (Fibrillen), sondern nur eine Reihe miteinander nicht verbundener Körnchen vor sich hat.“ Wenn nun durch eintretende Schrumpfung, die nur sehr gering zu sein braucht, die Entfernung zwischen den einzelnen Körnchen noch verringert wird, so würde, zumal bei der beträchtlichen Dicke des Retinapraeparates das Aussehen echter Fibrillen entstehen müssen. So erkläre ich mir wenigstens die Fibrillenzüge, welche Dogiel in den weiteren Abbildungen (Fig. 2) wiedergiebt. Dogiel lässt allerdings diese Fibrillen nicht aus den anfänglichen Körnerreihen bzw. körnigen Fibrillen der „Granulaperiode“ entstehen; dieselben sollen sich erst viel später in der sogenannten „Periode der Schollen und Fäden“ tingiren.

Vielleicht kommt für die Erklärung der Dogiel'schen Fibrillen noch etwas weiteres in Betracht, worauf ich bei Besprechung der von Flemming gegebenen Fibrillenbilder eingehen werde, nämlich die Tingirung gewisser Antheile des Cytospongium. Wie schon kurz angegeben, handelt es sich in demselben um ungleiche Dichtigkeiten der Substanz des Maschennetzes. Im Allgemeinen sind die Längsbalken desselben dicker und auch dichter beschaffen, wie die Querbalken. Dies gilt am ausgesprochensten für das Axospongium; auch an der Uebergangsstelle desselben in das Cytospongium (Ursprungshügel des Axencylinders) lässt sich dies nachweisen. Weniger ist dieser Unterschied im Cytospongium des Zellleibes vorhanden; erst in den Anfangsstücken der Dendriten und den Dendriten selber, kehrt dies Verhältniss wieder. Ein weiterer Unterschied besteht endlich zwischen den Längsbalken des Axospongium und denen des Cytospongium, was den Grund abgiebt,

<sup>1</sup> Dogiel, Die Structur der Nervenzellen der Retina. Schultze's *Archiv*. Bd. XLVI. S. 395. Taf. XX.

*Archiv f. A. u. Ph.* 1897. Anat. Abthlg.



weshalb ich für diesen einen Abschnitt der verästelten Nervenzelle den Axencylinderfortsatz, eine besondere Bezeichnung für diese seine Protoplasma-structur genommen habe. Der Form nach besteht nach meinen Beobachtungen kein durchgreifender Unterschied, insofern im Axencylinder wie im Zelleib u. s. w. das Protoplasma maschig angeordnet erscheint und ausserdem die für den Axencylinder typische Längsstreckung seiner Maschen in den Dendriten der Nervenzellen wiederkehrt. Dagegen besteht ein durchgreifender Unterschied zwischen dem Axencylinderprotoplasma und dem übrigen Theil der Nervenzellengrundmasse in ihrem Verhalten gegen Farbstoffe, ein Unterschied, von dem sich jedoch nicht angeben lässt, ob er auf chemischen Verschiedenheiten zwischen Axospongium und Cytospongium beruht oder auf Dichtigkeitsdifferenzen der Plasmamasse in beiden zurückzuführen ist.

Diese letzteren Unterschiede beruhen auf folgenden Beobachtungen, die sich alle sehr wohl aus der Annahme von Verschiedenheiten in der Dichte erklären lassen. Färbungen mit stark verdünnten Lösungen und differenzielle Färbungen sind die methodischen Grundlagen für diese Beobachtungen.

Färbt man z. B. nach Fixirung mit 90 procent. Alkohol, Sublimat, Pikrinschwefelsäure oder dem Alkohol-Chloroform-Eisessiggemisch mit Delafield'schen Haematoxylinlösungen, so findet man nach gewisser Zeit die Axencylinder selber intensiver gefärbt wie ihren Ursprungshügel an der Zelle. Ebenso färbt sich die Grundmasse des Zelleibes wie der Dendriten viel weniger dunkel. In der grauen Substanz kann man hieran schon bei schwächerer Vergrößerung erkennen, was Dendriten und was Axencylinder sind. Führt man eine Färbung nach vorhergegangener Beize, z. B. die Eisenhaematoxylinmethode nach Heidenhain'scher Vorschrift aus, so kann man, wenn man die Färbung unter dem Mikroskop verfolgt, leicht constataren, dass die Axencylinder viel schneller schwarz werden als Zelleib und Dendriten. Bei nachfolgender Differenzirung geben andererseits die letzteren Abschnitte viel schneller wieder die Farbe ab, wie die Axencylinder selber. Dies würde ohne Weiteres aus einer verschiedenen Dichtigkeit des Axo- und Cytospongium verständlich sein. Gleiches lässt sich ausser bei anderen Farbstofflösungen auch beim Erythrosin beobachten; die Axencylinder speichern in Folge ihrer Dichtigkeit mehr als die anderen Theile den Farbstoff, so dass sie sich intensiver roth färben lassen.

Gleiche Verhältnisse bestehen endlich im Maschenbau des nervösen

Vergleiche zum intensiven Roth der Längsfäden des Maschennetzes, bei differenzirter Eisenhaematoxylinfärbung grau, während die Längszüge viel dunkler sind. Das Gleiche gilt für die Dendriten; und im Zelleib endlich finden sich im Cytospongium immer Züge die intensiver gefärbt sind wie die anderen. Diese erörterten Bedingungen compliciren sich dann endlich dadurch, dass dieser maschigen Grundmasse Granula in verschiedener Vertheilung, Dichterstellung, Reihengruppirung u. s. w. eingefügt und eingelagert sind, die leicht und intensiv Farbstoffe speichern können.

Dass solche Tinctiousunterschiede auf Dichtigkeitsdifferenzen beruhen können, dafür sprechen folgende mehr experimentelle Versuche und Erfahrungen an der Färbbarkeit der Nissl-Körper. Bringt man z. B. Rückenmarksschnitte, die bereits auf den Objectträger aufgeklebt sind, einige Zeit in kochendes Wasser, so sind die Nissl-Körper der Nervenzellen weniger intensiv bei der Erythrosin-Methylendoppelfärbung blau gefärbt zu erhalten; sie geben leichter bei der Alaundifferenzirung den Methylenaufarbstoff ab, so dass wenn man nicht genau beobachtet, daran zweifeln könne, sie wären partiell gelöst. Gleiches gilt z. B., wenn man die durch Alkohol gefällten Nissl-Körper der Nervenzellen aus dem aufgeklebten Schnitt durch Lithincarbonatlösung extrahiren will. Nimmt man die Schnitte zu früh heraus und wäscht nicht sehr sorgfältig aus, so kann man leicht falsche Schlüsse ziehen. Eine Spur Alkali im Schnitt bedingt immer noch eine gewisse Quellung oder Auflockerung der Nissl-Körper, so dass man, da sich diese in Folge dessen ebenso schnell entfernen wie die Grundmasse, bereits auf ihre erfolgte Lösung schliessen könnte.

Ich erkläre mir ferner aus gleichen Principien die Frage, wie es bei der neutralen Reaction des Altmann'schen Chromosmiumgemisches möglich wird, dass nur die Neurosomen gefärbt bleiben bei geeigneter Differenzirung; ein umgekehrtes Resultat also zu dem des Nissl'schen Verfahrens. Aus den in Anmerkung 1 entwickelten Gründen sind die Neurosomen der Grundmasse dichter beschaffen bei diesem Fixirungsgemisch wie die primär nicht fällbaren Nissl-Körper, so dass letztere bei Differenzirungen leicht und schnell entfärbt werden. Bei Altmann'scher Methodik wird man also keine deutlichen Nissl-Körper erkennen können, wenn man nicht etwas weniger stark differenzirt oder bei enger Blende untersucht. Sie lassen sich aber auch hier dadurch beobachten und nachweisen, dass man un-differenzirte Eisenhaematoxylinfärbungen anwendet. Ich will hiermit in keiner Weise den hohen Werth differentieller Färbungen in Abrede stellen, sondern herabsetzen wollen, da gerade vielfach solchen die Erkenntniss wichtiger Einrichtungen zu verdanken ist; aber ich muss doch darauf hinweisen, dass in ihnen eine Quelle für einseitige Auffassungen enthalten ist. Und wenn Nissl die bei seiner Methode entfärbte Grundmasse, deshalb weil sie

hier schliesslich ungefärbt erscheint, als „unsichtbaren oder nicht geformten Theil“ der Nervenzelle bezeichnet, so ist das eine Bezeichnung, die sich rein nur auf ein einseitiges durch Differenzirung entstandenes Färbungsergebnis stützt.

Nun ist bei diesen Principien klar, dass bei Färbungen, die auf Differenzirungen auch noch so geringer Art beruhen, oder dass bei nicht intensiven Färbungen die weniger dichten Maschentheile des Neurospongium bez. des Axospongium optisch nicht vorhanden sein können. Im letzteren Fall werden sie, weil nur schwach gefärbt, durch jede intensivere Beleuchtung ausgelöscht; und im ersteren Fall werden sie durch Differenzirung unter Umständen völlig farblos gemacht.

In wie weit nun die von Flemming<sup>1</sup> beobachteten Fibrillen der Nervenzellen alle auf solche Ursachen (enggefügte Neurosomenreihen, dichtere Längstheile des Cytospongium u. s. w.) zurückzuführen sein dürften, vermag ich nicht zu entscheiden. Bei einigen seiner Fibrillenabbildungen glaube ich jedoch solche Verhältnisse annehmen zu müssen. Zunächst sind die Angaben Flemming's für solche Beurtheilung entscheidend, die ich hier ausführlicher citire:<sup>2</sup> „Eine Hauptsache ist nun aber, dass in den Zellen aller untersuchten Thiere ausser diesen Körnern auch Fäden vorkommen. Dies muss ich v. Lenhossék gegenüber ganz bestimmt aufrecht erhalten und belege es hier durch eine Anzahl Figuren (Figg. 3—12, 14—15). Sie sind beim Rind nicht minder deutlich als bei den übrigen Thieren, ja noch deutlicher, da hier nicht so viel gröbere Körner ihre Ermittlung stören. Am klarsten repräsentiren sie sich an Eisenhämatoxylinpraeparaten, die in der Eisenlösung so weit wieder ausgezogen sind, dass sie bloss blau-grau aussehen (Figg. 3, 4, 8—12). Man kann die Fädchen zwar auch an dickeren Schnitten erkennen, thut aber besser dafür solche zu wählen, die nur wenige Mikren dick sind, wo man dann natürlich nur kürzere Fädenbruchstücke erhält. Ich kann meine früheren Beschreibungen dieser Gebilde nur wiederholen. Die Fädchen stehen jedenfalls vielfach, wenn nicht durchweg, mit den Körnerhaufen in Verbindung und es macht mir den Eindruck, als ob letztere nur Ein- oder Auflagerungen von tingirbaren Granulis an den Fäden wären. Letztere haben, wie ich früher beschrieb, geknickte, wellige Verläufe. An starken ausgezogenen Praeparaten kann man diese Verläufe sehr gut verfolgen und sehen, dass sie nicht eben „minimal kurz“ sind wie

der Lage zu entscheiden, ob sie etwa ein zusammenhängendes Netzwerk bilden: bei stark extrahirten Praeparaten thun sie dies nicht, aber es kann hier durch die Ausziehung streckenweise Farbe aus ihnen entfernt sein; und bei nur progressiv gefärbten Praeparaten (Fig. 5) sind wiederum die Bilder weniger klar, da hier alles gefärbt ist, die körnerhaltigen Strecken stärker, die körnerlosen blasser, und man zufrieden sein muss, einzelne Fädenzüge der letzten Art eine Strecke weit verfolgen zu können.“

Aus diesen Ausführungen Flemming's geht hervor, dass hauptsächlich differenzierte Praeparate ihm Fibrillen gezeigt haben, und dementsprechend möchte ich die Fibrillen seiner Fig. 8 auf Taf. XIX für Neurosomenzüge halten, während bei denjenigen der Fig. 3 noch nicht entfärbte dichtere Bälkchen des Cytospongium in Betracht kämen. Bei Figg. 4 und 11 würden die „Fibrillenquerschnitte“ nach meiner Auffassung Neurosomen entsprechen, wofür auch die Grössenunterschiede derselben sprächen. Die divergenten Streifungen des Ursprungshügel der Figg. 5, 6, 12 sehe ich an meinen genau nach Flemming angewandten Färbungen in derselben Weise, nur finde ich an meinen Praeparaten überall noch weniger dunkel tingirte Querverbindungen und eingefügte Neurosomen (siehe hierzu meine Abbildung (Fig. 4, Taf. IX). Ich kann danach diese Flemming'schen Fibrillen nur mit den auch an meinen Praeparaten aber nicht allein sichtbaren Längsbalken des Cytospongium für identisch halten. Gleiches gilt für mich von den Axencylinderfibrillen der Flemming'schen Fig. 13. Unter meinen Axencylinderpraeparaten habe ich solche, welche mit Sublimat, Hermann'schen Gemisch oder dünner Osmiumlösung fixirt waren und mehr oder weniger stark mit Eisenhaematoxylin gefärbt bzw. differenziert. Wenn ich diese mit starker Beleuchtung untersuche, würde ich genau so zeichnen müssen wie Flemming in Fig. 13. Intensivere Färbungen und Untersuchungen in verdünntem Glycerin haben mir aber überall Querverbindungen und einige eingefügte Neurosomen gezeigt; wozu ich noch hinzufügen muss, dass bei Anwendung von concentrirtem wässerigen Sublimat die Neurosomen vielfach nur sehr geringe Grösse zeigen. Bei Alkoholfixirungen sind sie deutlicher zu sehen. Das würde mit der Beobachtung von Flemming stimmen, der von den Ursprungshügeln centraler Nervenzellen angiebt, dass sie bei Alkoholfixirungen „nicht sowohl ein schaumiges als feingranuläres Gefüge“ zeigen und dass durch progressive Haematoxylinfärbung weiter „eine faserige Beschaffenheit der Fortsatzstelle“ beobachtbar werde.

Ferner hat Flemming<sup>1</sup> neuerdings an den Rückenmarkszellen vom Dorsch fibrilläre Structuren beobachtet und abgebildet, worüber folgende Angaben von grossem Interesse sind: „Das Verfahren (Eisenhaema-

<sup>1</sup> Ueber die Structur centraler Nervenzellen bei Wirbelthieren. A. a. O.

toxylinmethode nach Heidenhain) hat aber den Uebelstand, dass, wenn die Extraction in der sauren Eisenlösung nur gering war, alles noch zu diffus gefärbt ist, um die fibrilläre Structur deutlich zu erkennen, wenn sie aber vollständig ist, die Fibrillen auch ganz entfärbt sind, so dass man sich begnügen muss, an günstigen Schnittstellen eben das Vorhandensein eines streifigen Baues zu constatiren, wie ich das in der erwähnten Mittheilung gethan habe.“ In Folge dessen hat Flemming eine schon früher bei den Spinalzellen mit Erfolg angewandte Methode benutzt, die nach meinen obigen Auseinandersetzungen in die Kategorie der differenzirten Färbungen aus dünnen Farblösungen fällt. Diese Methode besteht in Färbung mit dünnem Delafield'schen Haematoxylin etwa in  $\frac{1}{2}$  Tag. Als Fixirung hat Flemming Sublimat angewandt. Ueber Methode und Resultat sagt dann Flemming weiter folgendes: „Die Praeparate sind vor der Entwässerung und Montirung eine halbe Stunde oder länger mit Leitungswasser zu behandeln. Die Arbeit dauerte etwas lange, weil die Fixirung mit Sublimat an diesem Object etwas schwankende Resultate giebt und öfter so ausfällt, dass die Fibrillenstructur nicht gut zum Ausdruck kommt. Schliesslich erhielt ich jedoch sehr beweisende Praeparate, von denen einige in Figg. 1 und 2 hier abgebildet werden.“ „Wo man die Abgangsstelle des Fortsatzes einer Vorderhornzelle in einer dieser parallelen Richtung im Schnitt hat, sieht man in der Zelle zwischen den Körnerspindeln auf's deutlichste eine feine Streifung (vgl. die Figuren), deren Strichelchen gefärbt sind; deshalb präscentirt sie sich bei weit offener Blende besonders deutlich. Die Faserung ist, wie die Figuren zeigen, nicht ganz genau parallel und geradlinig, es nicht möglich, ein einziges Fäserchen auf längere Strecken zu verfolgen, und nicht auszuschliessen, dass etwa sehr langmaschige Zusammenhänge benachbarter Fibrillen vorkommen könnte, was ich also offen lassen muss.“ Diesen Ausführungen Flemming's ist also entgegenzuhalten, was ich oben über die Fehlerquellen bei Färbungen aus verdünnter Farblösung und Anwendung intensiver Beleuchtung angegeben.

Wenn ich nun kurz das zusammenfasse, worin ich von Flemming in der Auffassung der eigentlichen Protoplasmastructur der Nervenzellen — bezüglich der Nissl-Körper haben Flemming's und dann meine Beobachtungen in Uebereinstimmung ihre granuläre Structur ergeben — abweiche, so handelt es sich um die Fibrillen oder die Filarmasse,

eydig aufgestellten Gerüsttheorie giebt, sind die Fäden der Zelle nicht ganz selbständige, wohlindividualisirte Gebilde“, wie Bergh dieselben definiert hat; denn Flemming bezeichnet diese Definition als ein Missverständniss seiner Ansichten. Vielmehr sollen die Fila der Zelle sehr wohl auch zu Gerüstformen gefügt vorkommen können, welche Form allerdings Flemming mehr auf Verklebungen oder Gerinnungen zurückzuführen geneigt ist. Die Fäden sind aber stets charakterisirt: „als feine, stärker lichtbrechende Structurtheile in Fädchenform oder Strangform, in einer schwächer lichtbrechenden Masse eingelagert, beide untereinander offenbar von chemisch differenter Natur, die erstere allem Anscheine nach stets von grösserer Festigkeit als die letztere“.

Nach diesen Aeusserungen Flemming's ist es nun nicht ausgeschlossen, dass ein Theil der von ihm in den Nervenzellen beobachteten Strukturen dem entspricht, was ich im Gerüstwerk des Cytospongium als dichtere Substanztheilchen derselben beobachten konnte, die besonders im Axencylinder und Dendriten Längsrichtung zeigen — aber ich weiss nicht, wie weit Flemming sich mit diesen Ableitungen einverstanden erklären wird, zumal da ich das Gerüstwerk nur als das Schnittbild einer Wabenstructur auffasse um zunächst diesen von Bütschli eingeführten Ausdruck zu acceptiren, und es würde dann der Ausgleich der Frage so geschehen können, dass in diesem feinvacuolisirten Protoplasma dichtere Stränge oder Fäden von fadenförmiger Gestalt existiren (Filarmasse), die unter Umständen durch geeignete Fixirungen und Färbungen sich herausdifferenziren lassen, die aber überall miteinander zahlreich und regelmässig verbunden sind (Interfilarmasse). Nach den Auseinandersetzungen die Flemming in seinem Referat über Zelle<sup>1</sup> in der Streitfrage zwischen sich und Bütschli macht, wäre ein solcher Ausgleich der Meinungen möglich.

Mit den Beobachtungen von Leydig an Nervenzellen und seinen Beschreibungen eines Gerüstwerkes (Spongioplasma) haben die von mir gemachten einige Aehnlichkeit. Nur in der Interpretation weiche ich völlig von ihm ab. Und der Grund für mich, weshalb ich mich den Ausführungen Bütschli's nähere, welche von keinem gerüstig angeordneten sondern von einem wabig gebauten Protoplasma sprechen, liegt in folgenden Beobachtungen: dass erstens die Fixierungsmittel auf lebensfrisches Protoplasma vacuolisirend wirken, dass man zweitens an dünnen Schnitten Wabenwände beobachten kann und dass es drittens mir bei Axencylindern gelungen ist, diese Wabenräume zu füllen. Auch von Lenhossék<sup>2</sup> spricht von einer feinschaumigen Structur

<sup>1</sup> *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*. 1893. S. 56.

<sup>2</sup> v. Lenhossék, *Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuerer Forschungen*. Berlin 1895.

des zwischen den Nissl-Körpern liegenden Protoplasma-theiles der Nervenzellen, in dem er keine Fibrillen hätte beobachten können; weitere Erörterungen und Stellungnahme zur Bütschli'schen Wabenlehre finde ich bei ihm nicht. Aehnliches gilt über die Beobachtungen von Ramon y Cajal,<sup>1</sup> der jedoch eine Reihe von Details bereits angiebt, die sich zum grossen Theil mit meinen Beobachtungen gut vereinbaren lassen. Ich muss diese, bevor ich auf die Wabenstructur der Nervenzelle nach Bütschli eingehe, zuvor näher besprechen. Die Nissl-Körper fasst Ramon y Cajal nach den Beobachtungen von Simmaro nicht als Kunstproducte auf, wie aus folgender Stelle hervorgeht: „Estas investigaciones de Simmaro son tanto más interesantes cuanto que han sido hechas, en estado fresco, á favor de un modo especial de aplicacion del azul de metileno (disociacion de las células vivas en portaobjetos, fijado del color bajo la influencia de la temperatura, decoloración en alcohol y montaje en balsamo) método que dicho sea de paso, excluye la idea de que los husos cromáticos se deban á la accion coagulante del alcohol ó bichloruro de mercurio.“ Hierzu wie auch gegen die jüngsten Aeusserungen Dogiels<sup>2</sup> habe ich nur zu bemerken, dass ausser Alkohol, Sublimat u. s. w. auch Methylenblaulösungen, auch dünnere in physiologischer Kochsalzlösung, fällend wirken können, wovon natürlich der andere Vorgang zu trennen ist, dass die manchmal bereits vor der Einwirkung der Methylenblaulösung existirenden Gebilde wie z. B. die mitunter in frischen Nervenzellen vielfach vertheilten feinsten Körnchen, die Farbstoffe speichern können. Wichtiger ist, was Ramon y Cajal über die Grundmasse der Nervenzellen angiebt. Von diesem Espongioplasma ó armazón acromático gebraucht er die Bezeichnung reticulación. „Los trabeculos son pálidos, membraniformes, cortos, rectos y limitan mallos poligonales de corta extension. Cuando los husos cromáticos están próximos, los hilos acromáticos los juntan entre si, sin reticulaciones intermedias; pero, comunmente entre grumo y grumo median dos ó tres mallas completas del réticulo. En cada nudo sale haber un granito coloreable, difícil de percibir; otras veces estos granos son alargadas y se prolongan en el espesor de un trabéculo. Los extremos de los husos sirven también de punto de insercion de trabeculos acromáticos enlazados con la red general. Al nivel de las expansiones protoplásmicas, los filamentos pálidos se adelgazan, las mallas que éstos limitan se estrachan, las granitos cromófilos de los nudos desaparecen y paulatinamente se produce una trama incolora, apretadísima, que ni aun

<sup>1</sup> Ramon y Cajal, Estructura del Protoplasma nervioso. *Revista Trimestal micograf.* I, 1.

<sup>2</sup> Dogiel, Der Bau der Spinalganglien bei Säugethieren. *Anatom. Anzeiger.* Bd. XII, 6. S. 151.

el objetivo de 1.60 pueda resolverse satisfactoriamente. Lo mismo sucede del lado del cilindro-eje: cesan casi repentinamente los grumos y los cromáticos, y los filamentos del espongionplasma se condensan en una apretadísima y pálida continuada con la trama fibrilar de esta expansión. Finalmente, la red mencionada termina periféricamente, insertándose en una ísimima membrana protoplásmica ó zona cortical.“

Hiernach fasst also Ramon y Cajal die zwischen den Nissl-Körpern liegende Grundmasse als netzig auf, was auch für Dendriten und Umrangshügel des Axencylinders gilt; zwischen den sich vereinigenden Netzbalken, die auch als membraniform bezeichnet werden, liegen nach ihm Maschen, die im Zelleib von unregelmässiger Gestalt sind, dagegen in den Dendriten und Axencylindern zu länglichen sich strecken. Auch nach Ramon y Cajal in diesen Netzbalken, wie in den Knotenpunkten derselben beobachten können. Bezüglich der Maschenanordnung giebt Ramon y Cajal an anderer Stelle an, dass „en los elementos del asta anterior de médula, los huecos ó mallas de la red formen trayectos rectos que se dirigen de unas à otras expansiones, convirgendo en el cono de origen del cilindro-eje.“ Diese Netzzüge nun hält auch Ramon y Cajal für die Reizleitung innerhalb der Nervenzellen wesentlich dasselbe, wie die trajectos claros, revelados en el protoplasma por el método de Nissl, representan el verdadero camino de las corrientes nerviosas“), während er die Nissl-Körper bezeichnet als „una inclusión o reserve alimenticia de que la célula se sirve durante su actividad funcional“. Von Interesse hierfür ist auch noch folgende Stelle: „La materic conductrix, debería ser el mismo liquido de las mallas, pero parece más probable atribuir este officio á los trabéculos pálidos de la red de espongionplasma, yacente entre los grumos cromáticos, red que se continúa con la trama fibrilar blanca que todos los autores señalan tanto en prolongación funcional como en el espesor de las expansiones nerviosas (Flemming, Dogiel etc.).“ Bezüglich dieser letzteren Fibrillen ist Ramon y Cajal offenbar nicht im klaren, wie aus anderen Stellen deutlicher hervorgeht, wo er direct sagt, dass er nicht angeben ob diese Flemming'schen oder Dogiel'schen Fibrillen den Längsbalken des Netzes entsprächen, weshalb er deren Existenz nicht absolut verneinen will.

An einigen Abbildungen Cajal's, welche Nervenzellen mit entspringenden Axencylinderfortsätzen zeigen (Figg. 1, 3B, 5) sind in diesen Zellfortsätzen sehr deutlich in Reihen gestellte Pünktchen angegeben worden, welche auch zwischen den Nissl-Körpern in vielfach verschlungenen Zügen eingezeichnet sind. Ueber die Bedeutung derselben schweigt sich Cajal im Text ziemlich vollständig aus. Hierüber [Vorderhornzelle von Rana (Fig. 3B)] findet sich nur Folgendes: „Estos grumos (es ist von den Nissl-



Körpern die Rede) son manitas irregulares, escotadas, más ó menos alargadas, y están unidas entri si à favor de puentes de espongionplasma palido.“ Und bei der Besprechung der Nervenzelle von *Helix pomatia* (Fig. 5, die aus Praeparaten nach der Nissl'schen und Heidenhain'schen Methode zusammengestellt ist), bei welcher der Axencylinderfortsatz besonders deutlich reihenförmig punktirt gezeichnet ist, findet sich hierüber nur Folgendes: „El protoplasma consta de un espongionplasma muy perceptible, que se colora no muy intensamente por el metodo de Nissl, y que se prolonga con la delicada trama del cilindro-eje. Como en los ganglios raquideos de los vertebrados, la red citada pierda la chromatina en el arranque de la expansión funcional, pero no de un modo brusco, sino por gradaciones. Grumos cromaticos gruesos no existen; solamente ne advierte qui se tiñen algo más intensamente las nudosidades del reticulo protoplásmico.“ „El cilindro-eje se tiñe de azul palido por la tionina, y revela una fina estriación longitudinal, que bajo la acción de un objetivo de gran angulo (1.60 apochromatico Zeiss), nos ha parecido resolverse en un reticulación de mallas estrechisimas y longitudinales.“ Ramon y Cajal hat demnach diesen Körnchen nicht besondere Bedeutung zuerkannt und bezüglich der Maschen des Espongionplasma nicht angegeben, wie er dieselben auffasst.

Was endlich das Verhältniss meiner oben begründeten Darstellung von der Structur der Nervenzellen zu der von Bütschli aufgestellten Waben-theorie des Protoplasmas betrifft, so kann ich mich in vielen Punkten ihm anschliessen. Die Nissl-Körper hat Bütschli nicht als besondere Gebilde der Nervenzellen angesehen und untersucht; in der Schilderung der Structureigenthümlichkeit der Grundmasse der Nervenzellen oder des eigentlichen nervösen Protoplasmas dagegen decken sich meine Ausführungen im Allgemeinen und zum Theil auch im speciellen mit seinen Beobachtungen. Ich führe wie er die Fibrillen auf Längswabenwände zurück, die wegen ihrer Dichtigkeit und gestreckten Verlaufes Fibrillenzüge vortäuschen; die feine gerüstige Structur, in welche sich schliesslich das Protoplasma der Nervenzellen auflösen lässt, erscheint auch mir nur als Schnittbild feiner Wabenwände. Den Sitz der feinen Granula in dieser Grundmasse verlege auch ich, zum Theil wenigstens, in die Knotenpunkte des Maschenwerkes. In diesen Beobachtungen stimmen also meine Untersuchungen mit den vorhergegangenen Ausführungen Bütschli's. Ich bin dagegen über die Ursache, weshalb das Protoplasma der Nervenzellen und vielleicht das Protoplasma überhaupt wabig gebaut ist, wenn man es nach Behandlung mit Fixirungsflüssigkeiten u. s. w. untersucht

dien von Chondrioderma difforme beobachtet habe, wird das Protoplasma, wenn man gewisse Fixierungsmittel anwendet, überall in der ganzen Masse schliesslich fein vacuolisirt. Und wenn Flemming<sup>1</sup> in seiner Besprechung der Bütschli'schen Wabenlehre sagt: „Aber auch unsere Fäden oder Netzfibrillen sind in sehr vielen Fällen ganz und gar keine optischen Durchschnitte von Fachwerkwänden sondern wirklich fädig geformte Theile“, so dürfte ein Beweis, dass ein Fachwerk oder kein Netzwerk vorliegt, doch zu erbringen sein — besonders in jenen Fällen wo es gelungen die Vacuolenwände zu beobachten respektive den von ihnen umgrenzten Raum zu füllen — wenn man diese vacuolisirende Wirkung der Fixierungsmittel berücksichtigt. Und man wird diesen Factor zur Erklärung späterer Structuren im fertigen Präparat sicherlich nicht vernachlässigen dürfen, wenn man beobachten kann, wie homogenes Protoplasma z. B. bei dem Plasmodium von Chondrioderma sofort die schönste Wabenstructur zeigt, sobald das Fixierungsmittel gewirkt und es vacuolisirt hat. Bütschli erklärt das homogene Protoplasma vom Standpunkt seiner Wabentheorie und auf Grund solcher Beobachtungen am lebenden Protoplasma und Versuchen an künstlichen Schäumen folgendermaassen:<sup>2</sup> „Es fragt sich also, ob sich eine einigermaassen plausible Erklärung für das Verschwinden der Structur annehmen lässt. Schon früher (1890) hatte ich als mögliche Ursache dieser Erscheinung eine Erweiterung der Waben mit gleichzeitiger und nothwendiger Verdünnung der Wände bis zu solcher Feinheit, dass sie nicht mehr sichtbar sind, angenommen. Ich wies auch darauf hin, dass aus physikalischen Gründen ein Schaum, der ja in seinem Erscheinen eine gewisse Aehnlichkeit mit festen Körpern zeigt, dies um so mehr thun wird, je dünner seine Wände sind.“ Bütschli weist dann ferner hin auf die Beobachtungen von Mensbrugghe über die Tension dünner Flüssigkeitsschichten, die bis auf 0.0001 mm sinken kann, und zieht endlich seine eigenen Beobachtungen an künstlichen Schäumen heran, wonach „in den ganz flachen dünner Schicht ausgebreiteten Rändern eines am Deckglas der Objectträger bleibenden Schaumtropfens die Structur allmählich so verblasst und undeutlich wird, dass sie schliesslich gar nicht mehr erkennbar ist.“

Dies sind sicherlich maassgebende Erklärungsprincipien und es ist auch weiter wohl anzunehmen, dass solche Bedingungen beim Protoplasma wirklich vorkommen können; aber es fragt sich, ob derartige Uebergangszustände des Protoplasma alle unter solche Formel gebracht werden müssen. Wenn wir uns den lebenden Zustand des Protoplasmas von einer Reihe innerer chemischer

<sup>1</sup> *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte.* 1893. S. 55 bis 56.

<sup>2</sup> A. a. O. S. 171.

Vorgänge, woran nicht gezweifelt werden kann, begleitet vorstellen müssen, so werden auch unter diesen sicherlich solche vorkommen können, welche zu einer Selbstvacuolisation des Protoplasma führen, so dass homogenes Protoplasma in Folge dieser inneren vitalen Vorgänge wabig structurirt erscheint. Mit einer Aenderung jener Ursachen wird auch die wabige Structur sich verändern und also eventuell wieder zurückgehen müssen. Auffallend ist es ferner, dass das homogene Plasma gewöhnlich keine körnigen Bildungen zeigt, dass aber, wie Bütschli selbst ausführt, dasselbe granulär wird, wenn es in den wabigen Zustand übergeht. Diese Doppelerrscheinung würde ausserordentlich für das treffende meiner Einwände sprechen, da am lebenden Protoplasma die gelösten Stoffe fällbar werden und als granuläre Bildungen auftreten müssen, sowie intracellulär chemische Processe veränderte Reactionen geben, so dass also der Grund für die Granulirung und der auftretenden als Wabung sichtbar werdenden Vacuolisation ein und derselbe wäre. Dass man mit solchen Verhältnissen rechnen muss, darauf weisen die Beobachtungen von A. Fischer über die Abhängigkeit granulärer Bildungen von Fixierungsmitteln hin. Bütschli erklärt jenes in Frage stehende Phaenomen damit, dass „dann die sichtbar werdenden Knotenpunkte des Wabenwerkes ihm diesen Charakter verleihen“. Es wird wohl für's erste unentschieden bleiben müssen, welchen Erklärungsprincipien in den einzelnen Fällen mehr Bedeutung zugesprochen werden muss. Eine weitere Frage wird aber jedenfalls die sein, in wie weit die Structuren, die man im lebenden Zustand in Protoplasma beobachten kann (streifige, granuläre, schaumige) Dauerstructuren<sup>1</sup> sind, also in gewisser Weise *intra vitam* bestanden haben können, als das Fixierungsmittel zur Wirkung kam — oder in wie weit sie erst aus homogenem Protoplasma rein durch fixirende Lösungen hervorgerufen worden sind. Ich habe von diesem Gesichtspunkt aus nochmals wiederholt die Fortsätze der multipolaren Vorderhornzellen an lebensfrischen Zerpupfungspraeparaten untersucht und eine deutlichere Streifung derselben in einigen Fällen beobachten können in anderen nicht, so dass ich nicht ganz sicher bin, ob erstere auf einen wirklich *intra vitam* dagewesenen längsmaschigen Protoplasmaabau mit dichteren Längstheilen zurückzuführen ist. Die Frage ist deshalb von besonderer Bedeutung, weil die gleichmässige Vacuolisirung einer cylindrischen Protoplasma-masse längswabige Structur bedingen müsste und diejenige eines kegelförmigen Protoplasma-

chnittes Bilder gäbe, welche der divergenten längsfibrillären Aufspaltung des Ursprungsstückes von Dendriten bzw. Axonenfortsätzen entsprechen würden. Die Vorgänge nun, wodurch die Wirkung der Fixierungsmittel auf lebendes Protoplasma als eine vacuolisierende zurückführen lässt, müssen wohl als durch Gerinnung eingetretene Entmischungen bezeichnet werden, so dass einerseits gewisse Stoffe zur Ausfällung kommen und andererseits zunächst ihr Lösungswasser in Form von Vacuolen abgeschieden und gesondert wird.

Den Inhalt der Plasmawaben fasst Bütschli als wässrige Lösung auf, ich schliesse mich ihm hierin an, aber in Folge der vorstehenden Überlegungen über die Ursache von vacuolisirtem Protoplasma, und bin deshalb weiter der Ansicht, dass die späteren Fixirungsbilder des Nervenprotoplasmas uns in gewisser Weise den gerade bestandenen vitalen Gehalt der Nervenzellen an Lösungswasser anzeigen, je nachdem diese feiner oder gröber vacuolisirt sind. Natürlich ist hierbei der Factor secundärer Schrumpfungen durchaus zu berücksichtigen. Die grossen Differenzen aber des Cytospongium in der Maschen- oder Vacuolengrösse, die man nicht nur bei den verschiedenen Nervenzellen beobachten kann sondern auch zum Theil an den verschiedenen Abschnitten einer und derselben Zelle, möchte ich somit auf quantitative Unterschiede im Lösungswasser zurückführen, Unterschiede, die natürlich andererseits relative Unterschiede an gelösten Substanzen bedingen. Solche Differenzen lassen, wie schon vielfach beobachtet worden ist, die Nissl-Körper erkennen, indem sie verschiedene grosse und zahlreiche Vacuolen enthalten können.<sup>1</sup> Aus allen diesen Gründen kann ich mich, wie schon oben erwähnt, nicht ganz der

<sup>1</sup> Die gleichmässig und sehr dicht und fein vacuolisirten Zellen, wie ich es oben bei Purkinje'schen Zellen und einigen anderen angegeben habe, könnte man von diesem Gesichtspunkt aus als wasserarme Nervenzellen bezeichnen. Während diejenigen, welche viel deutlichere Maschenstrukturen zeigen, was besonders von den Längsstrukturen mancher Dendriten und Axencylinder gilt, im Moment der Fixirung wasserreicher gewesen sein müssen. Wenn z. B. Flemming angiebt, dass Substantia ihm bei vielen Nervenzellen deutlichere Fibrillenbilder gegeben habe, so dürfte er auf solche letzteren Verhältnisse vielleicht zurückzuführen sein. Für die Feststellung und Beobachtungsmöglichkeit von functionellen Unterschieden zwischen den Nervenzellen dürfte dies weiter ein nicht unwichtiger Factor sein.

Leider wird solche Vergleichung dadurch erschwert, dass Fixierungsmittel nach meinen Erfahrungen an der Oberfläche etwas andere diesbezügliche Resultate geben als in der Tiefe des zu fixirenden Gewebestückes. So sehen z. B. die oberflächlich fixirten Axencylinder, die direct also getroffen waren, bei Fixirung mit dem Alkohol-Formolgemisch viel gröber vacuolisirt aus, wie die in der Tiefe gelegen, die später fixirten.

Auffassung Bütschli's anschliessen, dass nur Waben von bestimmter Grösse (ungefähr  $1\mu$ ) die eigentliche Protoplasmastructur enthielten, und ich vermag deshalb auch nicht einzusehen, weshalb grössere Waben oder Vacuolen dies nicht mehr sein sollen. Wenn also Bütschli bemerkt, „es sei überhaupt häufig recht schwierig zu entscheiden, ob die von früheren Beobachtern beschriebenen Netzstructuren eigentliche feinste Plasmastructuren seien oder ob sie auf gröberen Vacuolisationen beruhen“, so ist es allerdings nach dem obigen schwierig zu entscheiden, wodurch Bütschli eine Grenze für eigentliche Protoplasmastructuren normiren kann, da nach meinen Beobachtungen die Vacuolisationsgrösse in dem Protoplasma verschiedener Zellen verschieden ausfällt und ausserdem sehr von der Wirkungsweise angewandeter Fixierungsmittel abhängig ist.

Hierzu kommt dann noch weiter hinzu, dass dünne Lösungen etwas anders vacuolisiren oder wabig machen wie concentrirtere Lösungen. Sie vacuolisiren erstens etwas gröber und dadurch deutlicher und dann vor Allem auch viel gleichmässiger. Für die dünnen Fixierungslösungen, wie sie Bütschli zum Theil angewandt (s. oben), kommt dazu entschieden eine Wirkung schon in Betracht, die Flemming als „quellennde Macerationswirkung“ bezeichnet hat. Ich führe hierzu nochmals an, dass ich bei dünneren Fixierungsflüssigkeiten (s. oben) die schönsten Wabenbilder wie z. B. an den Fortsätzen der Ependymzellen des Centralcanales erhalten habe. Dass die dünnen Fixierungsmittel so viel deutlicher vacuolisiren oder wabig machen, könnte auf ihren weniger stark fallenden Eigenschaften beruhen, so dass dadurch secundäre Schrumpfungen vermieden würden; dann kommt aber wohl noch eine aufquellende Wirkung hinzu.

Wenn ich aus allen diesen Gründen Bütschli gegenüber und der Beurtheilung seiner Wabenstructuren auf die vacuolisirende Wirkung der Fixierungsmittel so viel Gewicht legen muss, so will ich damit etwa nicht behaupten, dass Bütschli diese Bedeutung der Fixierungsmittel vollständig übersehen hätte. Hierüber finden sich genug Auseinandersetzungen in dem Abschnitt seiner Untersuchungen, wo er die „Versuche, die Netzstructuren als Gerinnungs- oder Fällungserscheinungen zu deuten“ kritisirt. Ich muss jedoch trotzdem bekennen, dass ich durch dieselben keineswegs bekehrt worden bin. Besonders wichtig muss es deshalb erscheinen, in der Beurtheilung dieser ganzen hier berührten Fragen, wenn Bütschli im nachträglichen „Anhang, Zusätze und Berichtigungen“ (S. 217) zu den Ausführungen des vorhin citirten Capitels seines Buches folgendes angiebt, was ich deshalb ausführlich hier citire: „... das Resultat meiner

arift als charakteristisch für die feine Schaumstructur erkannt haben“. „Ich hebe daher nur hervor, dass geronnenes Eiweiss und latine sehr schön und fein wabig structurirt sind und, da das falsche zbild bei höherer Einstellung klar hervortritt, einen schwächer lichtehenden, meiner Ansicht nach weniger flüssigen Inhalt des Wabengerüstes tzen. Bei beiden ist die Alveolarschicht sowohl auf der Oberfläche, als grössere Vacuolen des Innern deutlich zu erkennen. An allen Parteen, che während der Gerinnung einem Zug oder einer Dehnung unterlagen, die Structur eine fibrillär wabige, von häufig ganz prächtiger Entwickelung und von vollkommener Uebereinstimmung mit den entsprechenden acturen des Plasmas.“ „Diejenigen, welche wie Berthold, Schwarz und Kölliker Structuren im lebenden Plasma überhaupt leugnen, werden ürlich geneigt sein, die obigen Ergebnisse einfach als eine Bestätigung er Ansicht, dass die angeblichen Structuren nur solchen Gerinnungsgängen ihre Entstehung verdanken, anzusehen. Dem gegenüber muss ich u. Neuem betonen, dass diese Meinung angesichts der zahlreichen Fälle, welchen die Structuren im lebenden Plasma deutlich nachweisbar sind, haltbar ist. Nur für dasjenige Plasma, welches im Leben ganz hyalin cheint, wäre diese Auslegung der im fixirten Zustand auftretenden Structuren möglich.“

Gegen letzteren schwerwiegendsten Punkt, dass nämlich nach Bütschli lebenden Protoplasma vorkommende und als solche sichtbare abenstructuren keine Fällungserscheinungen sein dürfen, ist aber das zuwenden, dass im lebenden Zustand des Protoplasmas erkennbare Structuren sehr wohl als Gerinnungs- oder Entmischungsstructuren durch vitale chemische Vorgänge innerhalb der alle entstehen können.

### C. Ueber die engeren Verbindungen der Nervenzellen.

Die obigen Beobachtungen über die Structur des Axencylinders, der Nervenzellen und ihrer Dendriten lassen es möglich erscheinen, nach zwei richtungen unsere Kenntnisse von den feineren Verhältnissen im Nervensystem zu prüfen, bezüglich zu erweitern; einmal die Frage in Angriff zu nehmen, ist es schon jetzt möglich, bei gewissen functionellen Zuständen der Nervenzellen (Arbeit, Ruhe, Schlaf) entsprechende constante histologische Typen zu erkennen und zweitens, durch welche inneren Beziehungen zwischen dem Protoplasma einer Nervenzelle zu dem anderer Nervenzellen die Uebertragung eines Reizes aus einer Zelle in eine zweite, dritte u. s. w. geschieht, so dass eine Ausbreitung von Reizen im Innern des Centralnervensystems zu Stande

kommt und ein fest gegliedertes Zusammenarbeiten verschiedener Abschnitte desselben resultirt. Dass eine bestimmte Parallele zwischen physiologischen Veränderungen der Nervenzellen und einer histologisch erkennbaren Structur bestehen muss, zeigen bereits eine Reihe von Untersuchungen, unter denen ich diejenigen von Nissl, Hodge, Luguro, Vas, Schaffer anführe, die alle einen solchen Zusammenhang in erster Linie hervorheben. Wenn ich selber hier auf solche Verhältnisse noch nicht eingehe, so liegt das darin begründet, dass mir meine bisher gemachten Versuche, experimentell die Nervenzellenthätigkeit zu beeinflussen und die secundären histologischen Veränderungen der Grundmasse der Nervenzellen zu beobachten, noch nicht umfangreich genug erscheinen, um eine sichere Constante aufstellen zu können. Immerhin haben sich bereits eine Reihe einschlägiger Beobachtungen ergeben, die für die Richtigkeit der oben entwickelten Ursachen der Variation der Nervenzellenstructur (Aenderung der Vacuolisationsgrösse und damit der Maschenbilder, der Neurosomenanordnung u. s. w.) einen experimentellen Prüfstein geliefert haben. Dass aber eine experimentelle Basis zur Entscheidung dieser physiologisch äusserst wichtigen Fragen nicht breit genug aufgeführt werden kann, dürfte aus den oben entwickelten Ursachen der Inconstanz der Fixirungen in verschiedener Tiefe des Gewebstückes hinreichend klar geworden sein.

Ueber den zweiten Punkt — die Verbindungen der Nervenzellen — sind meine Beobachtungen bis zu einem gewissen Grad abgeschlossener, so dass ich dieselben einer Discussion übergeben kann. Und da das Studium der Neuronenbeziehungen jetzt allgemeinstes Interesse ist, so werden sicherlich die weiter mitzuthellenden Resultate zur weiteren Klärung dieser ganzen Verhältnisse beitragen und zu Aeusserungen und neuen Untersuchungen anderer Forscher Anlass geben können.

Wenn wir nach den bisherigen Erfahrungen dem Axencylinderfortsatz der Nervenzellen, der durch seine isolirende Umhüllung mit Nervenmark einen besonderen Unterschied zu dem ganzen übrigen Zellprotoplasma der Nervenzelle zeigt, die Rolle zuschreiben müssen, die Fortleitung der in einer Zelle vorhandenen Reize zubesorgen, so würden also die Fragen nach den engeren Verbindungen der Nervenzellen lösbar werden, wenn es gelingt die letzten Axencylinderflächen dieses nervösen Zellfortsatzes in ihrem histologischen Verhalten zu dem Protoplasma (Zellleib, Dendriten) anderer Nervenzellen zu beob-

Unterschied von der Golgi'schen Lehre über das allgemeine durch Axencylinderverästelungen gebildete Nervenetz. Hierher gehören besonders die Beobachtungen von R. y Cajal u. A. über korbartige pericelluläre Axencylinderendgeflechte an Zelleibern, über rankenartige Umflechtungen gleicher Herkunft an Dendriten.

Solche Beobachtungen sind hauptsächlich als Erfolge der Golgi'schen Methode und der von Ehrlich eingeführten vitalen Methylenblaufärbung anzusehen, welche vielfach rein spezifische Färbungen der nervösen Elemente gaben. Feinere histologische Beobachtungen nun, über das gegenseitige Verhalten der beiden zusammentreffenden Protoplasamassen bezüglich ihrer Structur, welche die moderne Neuronenlehre als Contactbeziehungen bezeichnet, sind bisher nicht gemacht worden. Die Golgi'sche Methode schliesst ihrer Natur nach die Möglichkeit aus, solche feinere Structurverhältnisse an wichtigen Stellen zu beobachten, und die Bethe'sche Modification der zweiten Färbungsmethode ist meines Wissens zur Lösung dieses histologischen Problems bisher noch nicht herangezogen worden. Es muss aber nach den oben angegebenen Beobachtungen im Princip möglich sein Axencylinderprotoplasma an seiner Structur bei genügend feinen Schnitten zu erkennen und an seinem letzten Ende zu beobachten, auch ohne besondere Färbungsmethoden, die nur nervöse Gebilde färben würden. Besonders dann, wenn man die immerhin bestehenden Beobachtungsschwierigkeiten durch Untersuchungen besonders günstiger Abschnitte des Gehirns zunächst ausgleicht.

Eine solche Region umfasst den medialen Abschnitt des Trapezkerns und es handelt sich hier um die von mir früher<sup>1</sup> beschriebenen von der Raphe her eindringenden starken Nervenfasern, die mit eigenthümlichen fest gefügten Faser- oder Endkörben endigen. Von diesen Endkörben hatte ich damals angegeben, dass sie dem Leib der Trapezkernzellen dicht pericellulär anliegen. Ramon y Cajal<sup>2</sup> hat inzwischen diese damaligen, mit Hülfe der Golgi'schen Methode gewonnenen Resultate bestätigt; er bezeichnet sie auch als Endkelche oder Acusticuskelche. v. Kölliker<sup>3</sup> gab zur selben Zeit für diese eigenthümlichen und interessanten Gebilde folgendes an: „Diese Trapezkernzellen sind spindel- oder kegelförmige multipolare Zellen, bei neugeborenen Katzen und Kaninchen von 20 bis 30  $\mu$  Grösse, die an versilberten Praeparaten oft sehr sonderbare Formen darbieten, wie wenn ihr Axencylinder am Zellkörper in



eine dichte Verästelung ausginge, so dass oft Bildungen entstehen, die eine gewisse Aehnlichkeit mit den Körben um die Purkinje'schen Zellen darbieten. Aehnliches, wenn auch nicht ganz gleiches, zeigen nicht selten auch die kleineren Zellen des Tuberculum acusticum und ich bin schliesslich zur Ueberzeugung gelangt, dass es sich bei diesen Bildungen um Kunstproducte handelt. Dagegen möchte ich etwas anderes für natürlich halten und zwar die Dicke der Axencylinder dieser Zellen, die 2.0 bis 2.5  $\mu$  und darüber beträgt. Mit etwas Modification giebt Kölliker<sup>1</sup> jetzt über denselben Gegenstand folgendes an: „Im Trapezkern finden sich bei jungen Katzen und Kaninchen mir längst bekannte, sehr eigenthümliche Bildungen, die ich im § 142 als Zellen des Trapezkerns beschrieb, während Held dieselben als Faserkörbe um die Trapezkernzellen herum auffasst und mit den Faserkörben um die Purkinje'schen Zellen herum vergleicht. Neueste Untersuchungen haben mir über diese Gebilde folgendes ergeben: Die Faserkörbe in der von Held und mir beschriebenen Form sind Kunstproducte und finden sich an dieser Stelle in günstig versilberten Objecten nur zarte Endverzweigungen von Nervenfasern, etwa wie im Ganglion ventrale acustici, die die einzelnen Trapezkernzellen mit einem dichten Netze umgeben, Bildungen, die schon auf S. 267 richtig beschrieben wurden, zu einer Zeit, als ich noch nicht wusste, dass die groben Körbe, die 20 bis 38  $\mu$  messen, dasselbe sind. Die dicken Nervenfasern die die groben Körbe tragen, von 2.0 bis 2.5  $\mu$  Durchmesser, sind entschieden auch Kunstproducte und stellen im natürlichen Zustande nicht die nervösen Fortsätze der Trapezkernzellen vor, wie ich annehme, sondern sind Trapezfasern, welche an den Trapezkernzellen enden.“ Ich brauche hierzu nichts weiter zu bemerken, da im Folgenden noch Ausführlicheres für die Beurtheilung dieser ganzen Bildungen angegeben wird.

Einen entscheidenden und klärenden Standpunkt hat weiter inzwischen Ramon y Cajal<sup>2</sup> dadurch geschaffen, dass er sich an Golgi-Präparaten von diesen streitigen Gebilden als Endflächen starker Axencylinder überzeugt hat. Als Resultat seiner Beobachtung giebt er an: „Nach allen diesem und nach reiflicher Ueberlegung halten wir die Endkörbe von Held für eine echte centrale nervöse Plaque, massiv und an beiden Seiten glatt und vergleichbar mit den Tastmenisken der Merkel'schen Körperchen bei der Gans oder mit den sogenannten enheuförmigen Endigungen

verbindungen bieten, das sich in den Zellen des Centralnervensystems findet, und einen der sichersten Beweisgründe, der sich anführen lässt gegen diejenigen Forscher, welche Zweifel hegen über die Möglichkeit des Durchganges der Nervenströme quer durch die Zwischensubstanz zwischen Nervenfasern und Zellkörpern.“ Weiter kommt als besonders wichtig hinzu, dass, wie Ramon y Cajal in einer Anmerkung hierzu ausführt, diese Gebilde mit Hämatoxylin bezw. Carmin gefärbten Schnitten durch den Trapezkern 9 Tage alter Katzen beobachtet werden konnten. Aus seinen Skizzen geht deutlich und sicher hervor, dass es keine entspringenden Fasern sind, sondern endende starke Axencylinder, welche pericellulär die Trapezkernzellen umgeben. Es ist dann endlich auch Semi Meyer<sup>1</sup> vor Kurzem gelungen, diese Endfasern bei neugeborenen Meerschweinchen, Ratten und Kaninchen mit Methylenblau zu färben.

Ich habe etwas ausführlicher diese in Frage stehende Gebilde besprochen um die Sicherheit in der Auffassung derselben als Axencylinderendflächen zu zeigen, da sie den Ausgangspunkt für die nachfolgenden Beobachtungen gegeben haben. Denn die grosse und mehr geschlossene Form der Axencylinderendfläche einer Nervenzelle an dieser zweiten Zelle musste etwa entstehende anfängliche Schwierigkeiten bei der Beobachtung und Auflösung der hier zusammentreffenden Protoplasmaabschnitte zweier Neuronen überwindlich erscheinen lassen.

Meine histologischen Beobachtungen hierüber umfassen ein Material vom neugeborenen, 2 Tage, 9 Tage, 4 Wochen,  $\frac{1}{2}$  Jahr, 1 Jahr alten und endlich völlig ausgewachsenem alten Thier und gilt von Kaninchen, Hund, Katze.

Bezüglich der ausgewachsenen Thiere habe ich von Kaninchen 6, Katze 2, Hund 1 Exemplar untersucht.

Wenn ich kurz die wichtigsten Ergebnisse aus meinen Untersuchungen zusammenfasse (des weiteren verweise ich auf die Erklärung zu den einzelnen Figuren der beigelegten Tafeln) so sind es folgende:

1. Beim neugeborenen Thier und noch beim 2 Tage alten Thier wird der Trapezkernzelleib von den Endfasern schon mehr oder weniger umfangreich umgriffen. Die Endfasern breiten sich in den meisten Fällen erst unmittelbar an dem Zelleib in die einschließende korbartige Fläche auseinander (Fig. 2 u. 6, Taf. XII, theils tritt diese Auflösung schon in einiger wenn auch minimaler Entfernung von der Zelle ein (Fig. 11, Taf. IX, Fig. 7, Taf. XII beim erwachsenen Thier). Die Endfasern sowohl wie die Endflächen zeigen trotz der relativen Feinheit der Verhältnisse (im Vergleich zu dem Caliberverhältnisse des ausgewachsenen Thieres) deutlich die für Axencylinder charakte-

<sup>1</sup> S. Meyer, Ueber eine Verbindungsweise der Neuronen. *Archiv für mikrosk. Anatomie*. Bd. XLVII. S. 784.

ristische, gleichmässige Längsvacuolisierung und die dem Maschenwerk dicht eingefügten Neurosomen von sehr feiner Grösse. Um einen entspringenden Axencylinderfortsatz kann es sich deshalb nicht handeln, weil erstens der charakteristische Ursprungshügel fehlt, und zweitens dieser korbartig umgreifende, an die Zelle herantretende und dieselbe einschliessende Fortsatz für die Grösse der betreffenden Zelle viel zu stark ist. Dass diese Unterschiede reale sind, zeigen Beobachtungen, wo das Schnittbild der Zelle zugleich mit dem endigenden Axencylinder auch den entspringenden zeigt (Fig. 2, Taf. IIX). Dort wo die Axencylinderendfläche dem Protoplasma der Zelle angrenzt, zeigt sich in der ganzen Ausdehnung eine differenzierte Linie, welche den Bildern von Kernmembranen nicht unähnlich erscheint; sie färbt sich bei der Erythrosin-Methylenblau-doppelfärbung wie jene, intensiv roth (Fig. 6, Taf. X zeigt dieselbe noch beim 9 Tage alten Hund). Von dieser homogenen Grenzlinie kann ich nicht angeben, ob sie dem Ectoplasma der Nervenzelle angehört und somit ein differenziertes Product desselben vorstellen würde, oder dem Axencylinderprotoplasma. Ich bin nach vielen eingehenden Beobachtungen der Ansicht, dass ersteres zutrifft, weil das Axencylinderprotoplasma noch ein ausserordentlich dünnes und zartes Axospongium zeigt, während das Cytospongium der Zelle viel festere gröbere Maschenetze zeigt, die sich deshalb auch viel intensiver mit Erythrosin tingiren lassen. Ob aber diese Grenzhaute eine Art von Kittsubstanz, also einen Nerven Kitt bedeuten würde, ist mir aus dem weiteren Grunde unwahrscheinlich, da sie einmal in das Protoplasma der umhüllten Zelle in ganz allmählicher Weise sich auflösend übergeht, und zweitens in späterer Zeit nicht nur nicht mehr ausgebildet und entwickelt ist, sondern sogar völlig verschwinden kann. Ihr Vorhandensein zeigt aber wohl sicher, dass auf diesem Entwicklungsstadium das eigentliche Protoplasma des Axencylinders demjenigen der Zelle noch nicht direct angrenzt, weil in der ganzen Umhüllungszone diese membranähnliche Linie differenziert ist, so dass also die Bezeichnung „Nervencontact“ hier ein bezeichnender und zutreffender ist. Ich denke mir diese als Oberflächendifferenzierung des Nervenzellenprotoplasmas erscheinende Schicht hervorgerufen durch die Contactverhältnisse des heranwachsenden und sich um die getroffene Zelle herum ausbreitenden Axencylinderendes. Was die Form dieser Axencylinderendfläche betrifft, so ist die Cajal'sche Bezeichnung „Endkelch“ nicht richtig, insofern man nicht überall Schnittbilder beobachten kann, wo nur eine ganze geschlossene Ringform dieses Gebildes hervortritt, sondern immer nur Schnittbilder, wo ein mehr oder weniger unregelmässiger Korb von kleinen und selbstständigen Axencylinderzweigen die Zelle einschliesst. Diese Formen,

auf die also meine frühere Bezeichnung Faserkorb vollständig zutrifft, werden bei allen weiteren Wachsthumstadien noch deutlicher und ausgeprägter wie beim jungen und neugeborenen Thier.

2. Beim 9 Tage alten Thier zeigt sich, dass ausser den zugenommenen Faserungsverhältnissen und deshalb deutlicheren Beobachtung in Rücksicht aller dieser Verhältnisse, ein wesentlicher Unterschied zum früheren Stadium darin, dass jene beschriebene differenzirte Linie nicht mehr wie früher überall deutlich zu beobachten ist. Bei vielen Trapezkernzellen deutlich und stark ausgeprägt, ist sie bei anderen nicht mehr aufzufinden, so dass in diesen wenigen Fällen schwierig wenn nicht unmöglich ist zu sagen, ob das Axospongium aufhört und das Cytospongium der Trapezkernzellen anfängt (Fig. 8, Taf. XII zum Unterschied von Fig. 6, Taf. X bei einem 9 Tage alten Hund).

3. Untersucht man endlich den medialen Abschnitt des Trapezkernes der Höhe des Austrittes der Abducenzwurzel beim völlig ausgewachsenen Thier (s. Fig. 7, Taf. XII und Fig. 3 u. 4, Taf. X und die besondere Figurenerklärung hierzu), so finden sich hier Verhältnisse, welche als weitere Entwicklungsformen dieser Zellumwachsung erscheinen müssen. Es zeigen sich hier die Zellen von dicht gestellten Endzweigen der starken Endfaser (bei günstiger Schnittrichtung ist die Auflösung histologisch direct zu beobachten, Fig. 11, Taf. X u. Fig. 3, Taf. X) umdrängt. Die Endzweige zeigen alle deutlich die oben beschriebene Structur eines Axencylinders, so dass man hierin auch diejenigen als solche erkennen und beurtheilen kann, die nicht mehr im directen Zusammenhang mit einem Axencylinderstamm zu beobachten sind. Was zunächst die Formen dieser Axencylinderendflächen anlangt, so ist sie in vielen Fällen deutlich eine korbartige insofern, als eine Auflösung in korbartige weil vielfach reich durchflechtende Zweige nachzuweisen ist. Vielfach kann man auch auf günstigen Querschnitten nachweisen, wie die herumgreifenden Axencylinderzweige geschlossene mehr oder weniger vollständige Ringtouren bilden, die auch knotenartige Anschwellungen zeigen können. Die Bilder sind ausserordentlich variant, die man hierüber bei verschiedenen Zellen des Trapezkerns erhält. Untersucht man nun an feinsten  $1\mu$  starken Schnitten das Verhältniss der Axencylinderverzweigungen zum umwachsenen Zellprotoplasma bezüglich ihrer Structur, so kann man in vielen Fällen und bei vielen Fasern keine pericellulär gelegene Grenze zwischen Axo- und Cytospongium angeben; vielmehr erscheint ein und dieselbe feinste Plasmamasse als trennende Linie zweier Faschenreihen oder als trennende Wand zweier Vacuolenreihen, von denen die eine dem Axencylinder die andere der Zellgrundsubstanz selbst anzugehören scheint. Dazu kommt folgendes

weitere hinzu, dass die Längsvacuolen oder Längswaben des Axencylinders mit ihre dicht eingefügten und zwischengefügten Neurosomen dem letzten Ende des Axencylinderzweiges zu allmählich immer mehr oval und rundlich werden und dabei zugleich deutlicher, was wohl auf geringe Grössenzunahme der Vacuolen beruht; es ist mit anderen Worten der endende Axencylinder viel lockerer in seinem Axospongium gefügt, als während seines Verlaufes im Innern des Markrohres; es bestehen in dieser Beziehungen also für sein Ende ähnliche Verhältnisse wie für seinen Ursprung. Ich habe mich hiervon wiederholt und häufig überzeugen können; man braucht nur überall wo man solche pericelluläre Axencylinderendflächen findet, diese in ihrer Maschenstructur zu vergleichen mit den überall in weiterer und dichter Entfernung von der betreffenden Zelle vorüberziehenden und sich kreuzenden Axencylindern der grauen Substanz, um diesen auffallenden Unterschied constatiren zu können. Erstere sind lockerer diese compacter gebaut; in den Abbildungen habe ich die letzteren alle als passirende Axencylinder bezeichnet, während ich mit dem Ausdruck Axencylinderendfläche jene beschriebene Veränderung und Auflockerung seiner Structur benennen will, ohne Rücksicht auf den morphologischen Charakter der Axencylinderendverzweigung (Figg. 1, 3, 4, 7, Taf. XI).

Dieser beschriebene Modus der Verbindung von Axencylinderendflächen mit der Grundmasse der umwachsenen Nervenzellen erscheint mir nun nicht mehr mit dem Begriff des blossen Contactes vereinbar zu sein, sondern einen innigeren Zusammenhang zwischen Nervenzellen anzuzeigen, als die Contacttheorie bis jetzt anzunehmen Grund gehabt hat. Ich verhehle mir nicht, dass bei der Feinheit der hier erörterten Verhältnisse — mögen die Schnitte auch noch so fein und die Färbung noch so brillant erscheinen — Fehlerquellen durch die Grenze der optischen Leistungsfähigkeit auch der besten Linsen gegeben sind, so dass man zu dicht gelagerte feinste Protoplasmatheile als verschmolzen anzunehmen sich berechtigt glaubt. Ich bin deshalb auch lange im Unklaren gewesen, ob wirklich die Verbindung eine so ausserordentlich enge ist; aber immer wieder neue Untersuchungsreihen haben mir Gleiches und vielfach noch Zwingenderes gezeigt.

Ich muss deshalb alle diejenigen Fälle, in welche die am Trapezkern des erwachsenen Thieres beschriebenen Verhältnisse zwischen

4. Diese beschriebenen Formen von Concrescenz zeigen nun in gewisser Weise alle Trapezkernzellen, mit der Einschränkung nur, dass man unter ihnen — bei einem Thier mehr wie beim anderen — Bilder findet, wo die Abgrenzung der pericellulären Axencylinderendfläche vom Zellprotoplasma etwas deutlicher und leichter zu ziehen ist. Aus dem wechselnden Verhältniss erklärt sich, dass ich genöthigt wurde Untersuchungsreihen über Trapezkernzellen nacheinander von mehreren erwachsenen Kaninchen auszuführen.

Diese hier in Frage kommenden Formen sind dadurch charakterisirt, dass die Oberfläche ihres Zellprotoplasmas zahlreiche grössere Vacuolen enthält, dessen Zwischenwände natürlich auf feinen Schnitten als feine Protoplasmaabalken bzw. Fäden erscheinen müssen, während die äussere Wand sämtlicher Vacuolenreihen mehr den Eindruck einer feinen oberflächlichen Protoplasmahaut macht. Dieser feinen Plasmafläche, die gewissermassen durch die stärkere Vacuolisirung vom übrigen Neurospongium abgedrängt ist, liegen dann die bei der ersten Kategorie von Trapezkernzellen beschriebenen Axencylinderendflächen an, denselben Modus engster Verbindung zeigend. Die Bildung einer solchen Plasmalage bei ausgewachsenen Nervenzellen kann der oben erwähnte Grenzschrift jugendlicher Formen deshalb nicht entsprechen weil sie erstens nur bei dieser stark oberflächlich vacuolisirten Zellform zu finden ist und dann zweitens nicht so homogen erscheint wie jene, sondern mehr gekörnt. Diese besonderen Formen habe ich nicht nur im Trapezkern, sondern auch in den verschiedenen Abschnitten der *Formatio reticularis*, des *Deiter'schen Kerna*, des vorderen *Acusticus*kerns, des *Vorderhorns* bei genannten Thieren beobachten können. Es war für mich interessant in der letzten Untersuchung *Cajal's*<sup>1</sup> unter der Rubrik „*Células vacuoladas*“ ähnlichen Beobachtungen zu begegnen, die er folgendermassen beschreibt: „Entre los elementos retraídos (menos frecuentemente entre los claros) se ven algunos cuyo protoplasma ofrece en su periferia grandes vacuolas y finos hilos divergentes. Examinando estos elementos con el objetivo 1.60 de Zeiss, se advierte que dichos filamentos se insertan periféricamente en una verdadera membrana que ha conservado, á pesar de la retracción protoplasmática, su posición y relaciones primitivas.“ Er hat diese Zellform bei *Bana*, *Lacerta* im *Vorderhorn* gefunden, und auch sonst nicht vermisst.

Jene oberflächlichen stark vacuolisirten Formen sind auch

erscheint. Vorzüglich zeigen die Purkinje'schen Zellen solche Verhältnisse. Ich bin geneigt nach meinen bisherigen Erfahrungen diese Veränderungen als wichtige physiologische Unterschiede in der Verbindung von Nervenzellen zu halten, weil hierbei eine weniger ausgiebige und breite Verbindung zwischen Axencylinderendfläche und gesammter Protoplasmamasse der Nervenzelle gegeben ist als bei den oben erwähnten Formen mit verwachsenen und gleich dichten Grenzen zwischen beiden functionellen Einheiten. In wie weit dieser Unterschied jedoch durch eine vom Fixierungsmittel abhängige Fehlergrösse reducirt werden muss, kann ich noch nicht sicher entscheiden. Jedenfalls ist aber jene wichtige Differenz keineswegs allein durch künstliche Vacuolisirung bedingt. Denn erstens finden sich die Verhältnisse an den verschiedenen Stellen des Gehirns (Trapezkern, Kleinhirnrinde, *Formatio reticularis*, Deiters'scher Kern, Vorderhorn) und in verschiedener Tiefe des fixirten Gewebstückes und zweitens sind es oft unmittelbar nebeneinander liegende Zellen, die die besprochenen Unterschiede zeigen, und drittens haben die verschiedenen Fixierungsmittel (abgesehen von solchen, die wegen geringer Concentration gleichmässiger Vacuolisirung bewirken) hierin mir gleiche Resultate gegeben.

5. Die Unterschiede zwischen den Trapezkernzellen neugeborener und völlig ausgewachsener Thiere bezüglich ihrer Beziehung zum pericellulären Axencylindergeflecht betreffen dann ausser den erörterten Verhältnissen hauptsächlich die Grössenzunahme der Zellen und der endenden Axencylinderendfläche. Die Fig. 6, Taf. X; Figg. 2, 6, 8, Taf. XII u. Fig. 7, Taf. XII, Figg. 1, 3, 4, Taf. X zeigen, dass auch noch für die Zeit nach der Geburt ein beträchtliches Weiterwachsen der Nervenfasern gilt, so dass also die Frage noch eine völlig ungelöste ist, wann überhaupt das Wachstum dieser Nervenzellenfortsätze im Leben des betreffenden Individuum beendet ist.

6. Wie meine früheren Beobachtungen an Silberbildern bereits gezeigt haben, sind unter den Fasern des Endkorbes auch einige, welche über den Umfang desselben hinaus sich verzweigen. Auch Collateralen der Stammfasern sind vorhanden. Dazu kommen Collateralen, welche die durch den besprochenen Trapezkernabschnitt passirenden Trapezfasern reichlich und dicht abzweigen. Auf solche Axencylinderverzweigungen müssen wohl zum Theil die Axencylinderendflächen zurückgeführt werden, welche ich an gefärbten feinen Schnitten beobachtet habe und die den Dendriten, der beschriebenen mehr kugelförmigen Trapezkernzellen und denen der grösseren multipolaren Zellen des lateralen Abschnittes ansitzen.

igen, die als pericelluläre Concrescenz oben bei den Trapezkernzellen bezeichnet worden ist. Ich kann hinzufügen, dass Golgi-Praeparate mitunter Collateralen von Trapezfasern imprägnirt zeigen, die in dichter Verzweigung die Gesamtform der langgestreckten Trapezkernzellen der lateralen Zone wiedergeben, so dass solche Collateralen im Bezirk einzelner Zellen zu Endcollateralen sich zusammendrängen.

7. In einigen Fällen (bei drei erwachsenen Kaninchen und einer Katze) habe ich eigenthümliche Gebilde im Zellleib der Trapezkernzellen (s. Fig. 4 u. 7, Taf. XII) beobachten können, welche in den mannigfachen Formen feiner bis starker Fasern und von sehr verschiedenem bogenförmigen Verlauf im Innern der Zellen vorkommen. Bei geeigneter Schnitthührung gelingt es nun mitunter zu constatiren, dass diese intracellulären Fasern, welche mit eigenthümlichen breiten und gezacktem Fuss im Innern der Trapezkernzellen enden, oft aber auch einfach zugespitzt aufhören, in ausserhalb der Zelle verlaufende Fasern sich fortsetzen (Fig. 4 links unten, Taf. XII). Das Protoplasma der Nervenzelle liegt diesen Fasern nicht dicht an, sondern erscheint wie zurückgezogen von ihrer Oberfläche, so dass ein freier Spielraum überall diese Gebilde umgiebt. Mitunter erhält man auch den Eindruck, als ob eine feine röhrenartige Hülle diese Fasern bekleide.

Eine Structur habe ich an den intracellulären Fasern trotz der Feinheit der Schnitte nicht beobachten können; dagegen zeigten die ausserhalb der Zelle gelegenen Abschnitte derselben das längsvacuolisirte Bild des Axencylinderprotoplasmas. Bei neugeborenen und wenige Tage alten Thieren habe ich diese Verhältnisse trotz vieler verschiedener Versuche an mehreren Exemplaren nicht beobachten können. Es gleichen diese Trapezkernzellen mit ihren intracellulären Fasern den Abbildungen Stillings u. A., welche den Ursprung von Nervenröhren aus dem Kern von Nervenzellen zeigen sollten. Ich möchte die Vermuthung aussprechen, dass es sich in einigen Fällen um bei weiterem Wachsthum in die Zelle eingedrungene und endende Axencylinder handelt, in anderen Fällen jedoch, wo eine völlig homogen aussehende Faser auch ausserhalb zu beobachten ist, um Neurogliafasern, welche das Zellprotoplasma durchsetzen.

Ausser den Trapezkernzellen habe ich gleiche Verhältnisse bei zwei Zellen der *Formatio reticularis* des Kaninchens, und bei mehreren solcher Exemplare vom Hecht beobachten können.

Wenn ich die Resultate der vorstehenden kurz mitgetheilten Beobachtungen zusammenfasse, so ergibt sich also die wichtige Folgerung, dass die Verbindung von Neuronen im Trapezkern am erwachsenen Thier zum Unterschied vom neugeborenen und noch wenige Tage alten Thier eine viel innigere und engere geworden ist, wenn



das feinere histologische Verhältniss der Axencylinderendfläche zum Protoplasma der umwachsenen Nervenzellen berücksichtigt wird. Da für eine Theorie über die Verbindung der Nervenzellen unter einander die Summe von Beobachtungen an verschiedenen Stellen der grauen Substanz ausschlaggebend wird, so fragt sich in erster Linie weiter, ob diese an den Trapezkernzellen beobachtete und oben beschriebene pericelluläre Concreescenz nur auf diese Region des Centralnervensystems beschränkt ist, oder ob auch an anderen Parteen desselben ein gleiches oder wenigstens ähnliches Princip engster Verbindung besteht und nachzuweisen ist. Von diesem Gesichtspunkt aus habe ich umfassender die Region der oberen Olive und des vorderen Acusticuskerns, des sensiblen Trigeminskerns in der Brückenhöhe, des Deiter'schen Kerns, des Formatio reticularis, der Kleinhirnrinde und endlich des Vorderhorns des Lendenmarkes bei verschiedenen Thieren (Kaninchen, Katze, Hund, Rind, Kalb) untersucht. Hauptsächlich die grossen Zellformen dieser Gegenden habe ich berücksichtigt aus den oben angeführten Gründen, welche die Beobachtungsschwierigkeiten zu verringern geeignet erscheinen. Die Methodik ist auch hier dieselbe. Fixirung kleiner Stücke der lebensfrischen Substanz mit dem Alkohol-Chloroformeisessiggemisch oder mit Pikrinschwefelsäure und Färbung der feinsten Schnitte von 1  $\mu$  Stärke mit Erythrosin-Methylenblau nach den oben entwickelten Vorschriften. Hervorheben will ich ferner vorausschickender Weise, dass die unten näher zu beschreibenden pericellulären Geflechte von Fasern und Fäserchen nicht etwa auf einer Verwechselung mit Neuroglia gewebe beruhen, dessen Fasern nach Weigert<sup>1</sup> in der Umgebung der Nervenzellen in dichter Anordnung zusammengefügt sind. Die Neurogliafasern erscheinen an meinen Praeparaten bei obigen Fixirungsmitteln als durchaus homogene Fasern, unterscheiden sich also hierdurch schon ohne Weiteres von dem fein vacuolisirten und dicht granulirten Protoplasma des Axencylinders. Die Beobachtungen sind im einzelnen für die betreffenden Abschnitte der Gehirns substanz folgende.

# **I. Obere Olive, vorderer Acusticuskern, sensibler Trigeminskern.**

Die Zellen der eigentlichen oberen Olive zeigen am erwachsenen

färbt, wodurch er sich in klarer Weise von dem Zelleib abhebt, der wegen seines Reichthums an Nissl-Körpern mehr blau gefärbt erscheint. So Dendriten angeschnitten sind, erscheinen auch diese von solcher Hülle umgeschlossen.

Der die Zelle einschliessende Mantel erreicht beim erwachsenen Thier, so weit man am Schnitte beurtheilen kann, in vielen Fällen ein beträchtliches Gesamtvolum, welches demjenigen der viertel Zelle mindestens gleichkommt. Beim neugeborenen Thier ist dieser Mantel dagegen noch ausserordentlich dünn und zart und vielfach nur angedeutet sichtbar.

Bei Untersuchung mit starken Immersionslinsen und bei geeigneter Differenzirung zeigt sich diese Zellhülle auf feinsten Schnitten als ein dichtes Geflecht von Fäserchen, welche deutlich die Structur endender Axencylinder (Längsvacuolisirung, dichte Reihenstellung von Neurosomen und Auflockerung des Axospongium) erkennen lassen, so dass dieses histologisch und an gefärbten Schnitten zu beobachtende und aufzulösende pericelluläre Axencylindergeflecht dem entsprechen dürfte, was an Golgi-Praeparaten als Collateralengeflechte der Trapezfasern in der grauen Substanz der oberen Olive früher beschrieben worden ist.

Das feinste Verhältniss des Protoplasmas einzelner Theile dieser pericellulären Axencylinderfläche zum Zellprotoplasma hat mir in vielen Fällen deutlich den Modus der Concreescenz gezeigt. Auch die oben beschriebene Form einer anscheinenden oberflächlichen Plasmahaut als Grenzlage oberflächlich gereihter grösserer Vacuolen ist bei vielen Zellen nachweisbar.

Für die Zellen des vorderen Acusticuskerns und für die grossen multipolaren Nervenzellen des sensiblen Trigemuskerns bzw. der Substantia gelatinosa trigemini, welche ausser anderem die Ursprungszellen der secundären Trigemusbahnen im System der seitlichen Felder der *Formatio reticularis*<sup>1</sup> sind, gelten gleiche histologisch nachweisbare Verhältnisse. Die pericellulären Axencylindergeflechte, welche auch hier als starker Zellmantel auffallen, dürften der zum grössten Theil den Endverzweigungen der Axencylinder des N. cochlearis bzw. des sensiblen Nervus trigeminus entsprechen. Besonders die Zellen des vorderen Acusticuskerns geben ein deutliches Bild davon, wie ausserordentlich noch die Gesamtmasse des pericellulären Axencylindergeflechtes in der weiteren Entwicklung nach der Geburt bis zum ausgewachsenen Thier zunimmt, so dass also dadurch die Uebertragungsfläche der Hörreize auf diese

<sup>1</sup> Held, Beiträge zum feineren Bau des Kleinhirns und Hirnstammes. *Diebraichiv.* 1895.

Systemzellen der centralen Gehörleitung eine sehr grosse schliesslich im fertigen Gehirnmechanismus des völlig reifen Thieres durch andauerndes Wachsthum des betreffenden zuleitenden Axencylinderprotoplasmas geworden ist. Auch für die Systemzellen des primären Endigungsbezirkes des sensiblen Trigeminus habe ich gleiches beobachten können.

## II. Deiters'scher Kern.

Seine gewaltigen multipolaren Nervenzellen sind nach meinen früheren Beobachtungen, denen sich neuerdings Ramon y Cajal<sup>1</sup> angeschlossen hat, die Ursprungszellen für eine zum Seitenstrang des Rückenmark absteigende Bahn. An Silberpraeparaten sieht man, dass diese Systemzellen und ihre Dendriten von zahlreichen feinen Nervenfäserchen rankenartig und nach der Weise eines eng verfilzten pericellulären Geflechtes umhüllt werden. Ich verweise hierzu ferner auf die Abbildung (Fig. 19a) die Ramon y Cajal neuerdings von diesen Verhältnissen gegeben hat, die vorzüglich diese Verhältnisse illustriert und zeigt, dass wesentlich Collateralen des N. vestibularis selber sich in der Umgebung dieser Zellen endend, verzweigen. An gefärbten Schnitten, die nach den obigen Methoden erhalten worden sind, lassen sich die Axencylinderverzweigungen als roth gefärbte pericelluläre bzw. peridendritische Endflächen im erörterten Sinne nachweisen. Da es sich hier mehr um gross angeordnete Verhältnisse zwischen Axencylinderendfläche und Protoplasma dieser Systemzelle handelt, so kann man sehr klar dieselben übersehen. Verzweigungen von Axencylindern habe ich mit Sicherheit hier constatiren können, die auch auf photographischen Platten deutlich als solche sich erkennen lassen, und vor Allem ist eine pericelluläre Concreescenz an einigen Stellen sicher zu beobachten gewesen (Fig. 1, Taf. X). Es kommen sogar an einzelnen Stellen der Zelle die aufgelockerten Endflächen von feinen Axencylindern mehr oberflächlich gelegenen Nissl-Körpern ausserordentlich nahe (Fig. 1, Taf. X oberer und rechter Rand der Zelle), so dass also, wenn man die Entstehung dieser Gebilde berücksichtigt, das Axencylinderendprotoplasma *intra vitam* direct von diesen Zellstoffen umspült werden dürfte. Der Deiters'sche Kern erscheint nach diesen Beobachtungen sehr geeignet, die beschriebenen Verhältnisse zwischen Axencylinderendfläche eines Neurons zum

transformirt werden müssen, welche aus diesen Zellen entspringt und die mit ihren Axencylinderendflächen die Ursprungszellen der Bewegungsnerven des Rumpfes und der Extremitäten beeinflusst. Bei den neugeborenen und wenige Tage alten Thieren habe ich solche Concrenzenverhältnisse nicht beobachten können. Und somit dürfte vielleicht das Körpergleichgewicht erwachsener Thiere, so weit es als ein reflectorisch durch indirecten Einfluss der Vestibularnerven auf die motorische Vorderhornsäule bedingtes erscheint, mit auf solche engere Verbindungsweise dieser Nervenzellencomplexe zurückzuführen sein, welche sich erst in einer gewissen postembryonalen Zeit ausbilden.

An den Zellen des Deiters'schen Kern habe ich ferner Beobachtungen machen können, die einige Anhaltspunkte dafür geben, dass je nach den Stellen solcher engsten Verbindungen zwischen Axencylinderendflächen und Nervenzellenprotoplasma die Uebertragungszone von Reizen aus einer Nervenzelle in eine zweite verschiedenwerthig sein kann. Nicht nur am Zelleib und an Dendriten sind solche Stellen zu beobachten, sondern auch am Ursprungshügel des Axencylinderfortsatzes selber. Hiernach könnte sich ein Nervenreiz auf ein zweites Axencylindersystem fortpflanzen, ohne dass der übrige ganze Abschnitt der betreffenden Zelle für solche Umleitung in Betracht käme, vorausgesetzt, dass histologische Befunde eine gewisse Sicherheit für *intra vitam* bestehende physiologische Beziehungen abgeben. Jedenfalls ist für das Verständniss der physiologischen Verbindung der Nervenzellen bezüglich ihres Zusammenarbeitens nicht gleich, ob das Protoplasma eines Dendriten oder eines Theiles des Zelleibes, oder endlich des Ursprungshügels eines Axencylinderfortsatzes die reizempfangende Zone der Nervenzelle ist. Und wenn sich herausstellen sollte, dass an allen zugleich Theilfasern eines Axencylinderstammes anhaften, so würde vor Allem noch zu berücksichtigen sein, wie die Beschaffenheit des Protoplasmas an den betreffenden Zelltheilen in den einzelnen Momenten der Reizphasen *intra vitam* ist. Histologische Beobachtungen, die zu den Erörterungen physiologischer Probleme drängen, können natürlich vorläufig nur präcisere Fragestellungen für spätere einseitigere Untersuchungen schaffen, dürften also in dieser Hinsicht schon gewissen Werth haben.

### III. *Formatio reticularis.*

Fig. 7, Taf. X zeigt eine solche Form; das Cytospongium als solches ist jedoch durch Differenzirung entfärbt worden, so dass nur die Neurosomen desselben allein gefärbt zurückgeblieben sind. Aus ihrer ungleichen Vertheilung ist eine dem entsprechende Vacuolisirung leicht ersichtlich. Wie ferner an der Abbildung zu erkennen, ist der pericelluläre Mantel von Axencylinderprotoplasma nicht sehr stark ausgeprägt, was je nach den verschiedenen Querschnittshöhen der *Formatio reticularis* jedoch beträchtlich wechselt. Er erscheint oft, wie auch hier in der Abbildung, in Form von dünnen und zu einem die Zelle einschliessenden Saum zusammengedrängten feinen Axencylinderendverzweigungen, die aber alle deutlich die Structur von Axencyclindern zeigen und überall ihre Auflockerung erkennen lassen. Ich habe auch hier Formen zu Gesicht bekommen, welche für eine stellenweise Concreescenz deutliche Beobachtungen ergeben haben.

#### IV. Kleinhirnrinde.

Die Purkinje'schen Zellen zeigen an nach obigen Methoden hergestellten feinen Schnitten pericelluläre und peridendritische Axencylindergeflechte. Zu Ersteren gehören korbartige Bildungen um den Zelleib; sie dürften zum grössten Theil den zuerst von R. Cajal hier beschriebenen Faserkörben entsprechen, welche durch Auflösung und Aufsplitterung der Axencylinderfortsätze der Korbzellen und deren Collateralen entstehen. Die Axencylinderfortsätze der Korbzellen und ihre zu den Zelleibern der Purkinje'schen Zellen absteigenden Collateralen zeigen sich als feine Fasern mit typischer Axencylinderstructur, an denen Theilungsstellen deutlich zu beobachten sind. Diese Axencylinder sind ferner alle ausserordentlich neurosomenreich (Figg. 4, 7, 8, Taf. XI). Die zum pericellulären Korb sich zusammendrängenden bezw. sich verzweigenden Collateralen gehen beim erwachsenen Thiere an der inneren, der Körnerschicht zugekehrten Fläche des Zelleibes der Purkinje'schen Zelle in ein mächtiges Lager sich durchflechtenden Fäserchen über, die deutlich den Bau des Axencylinderprotoplasmas zeigen und zahlreiche dicht gedrängte Neurosomen enthalten. Bemerkenswerth sind hakenförmige Umbiegungen der Fäserchen, welche dem Zelleib zustreben und ihm mit fussartigen Verbreiterungen anhaften. An solchen Stellen zeigen sich die oben beschriebenen Structurverhältnisse der Concreescenz (Fig. 4. Taf. XI: vergl. auch Figg. 7 und 8. Taf. XI. welche

bilden der angrenzenden Körnerschicht mit bedingt sein dürften. Ich erweise ferner hierzu auf die Figg. 1 und 9, Taf. XII, welche nach Präparaten der menschlichen erwachsenen Kleinhirnrinde gezeichnet sind, die von einem Hingerichteten stammt und nach der Sublimatmethode von Golgi behandelt war und vorzüglich solche Umbiegungen der Korbzellen zeigt.

An dem pericellulären Korb betheiligen sich nun ferner Axencylinder, welche aus der Körnerzone aufsteigen. Nach den Beobachtungen von Golgi, Cajal, Retzius, Popoff geben die Axencylinderfortsätze der Purkinje'schen Zellen in verschiedener Höhe ihres Verlaufes durch die Körnerzone aufsteigende Collateralen ab, welche nach den vorliegenden Abbildungen jener Beobachter in der Höhe des Purkinje'schen Zellkörpers endigen. Popoff<sup>1</sup> giebt ferner an, dass ein Theil derselben sich in die Cajal'schen Kletterfasern ausbildet. Nach Sublimatpräparaten von der menschlichen Kleinhirnrinde habe ich beide Verhältnisse beobachtet, Collateralen zu den Faserkörben und ausserdem in die Molecularzone aufsteigende Collateralen, welche den Modus der Kletterfasern erreichen.<sup>2</sup>

Was zunächst die Betheiligung aufsteigender Collateralen der

<sup>1</sup> Popoff, Weiterer Beitrag zur Frage über die Histogenese der Kleinhirnrinde. *Biologisches Centralblatt*. 1896.

<sup>2</sup> An diesen Präparaten der erwachsenen menschlichen Kleinhirnrinde habe ich eine Einrichtung beobachten können, die mir von fundamentaler Bedeutung für die Lehre von den Collateralen und der durch sie bedingten Mechanismen des Centralnervensystems zu sein scheint. Die ausserordentlich zahlreichen Collateralen des Axencylinderfortsatzes des Purkinje'schen Zellen endigen nicht nur an anderen Purkinje'schen Zellen, sondern auch an derselben Zelle, von welcher der Hauptstamm als Axencylinderfortsatz entspringt. Zum Unterschied von diesen, den heterocellulären Collateralen, will ich diese als autocelluläre Collateralen bezeichnen. Beide Arten habe ich ferner schon an der Kleinhirnrinde eines 10-monatigen menschlichen Fetus in der betreffenden Ausbildungsstufe beobachten können. Ich kann hinzufügen, dass ich autocelluläre Collateralen auch an anderen Zellen mit Hilfe der Golgi'schen Silbermethode aufgefunden habe (motorische Zellen des Vorderhorns und des Oculomotoriuskerns). Ich werde später noch auf diese Einrichtungen ausführlicher eingehen und will nur jetzt hervorheben, dass dieselben sehr wichtige physiologische Verhältnisse begründen. Der aus einer Nervenzelle dieser Kategorie ausströmende Reiz wird zu einem Theil auf rückläufig geschlossenem Wege zu demselben Zellprotoplasma hingeführt, aus dem er direct oder indirect entstanden ist, so dass er unter Umständen — dies wird vom Schwellenwerth abhängen, den dieser zurückkehrende Nervenreiz zu den in der betreffenden Zelle wirkenden Reizen hat — zu einem Selbstreiz der Nervenzellen werden kann.

Setzt man andererseits voraus, dass dem nervösen Protoplasma die Qualität eigenenthümlich ist Reize zu empfinden und zwar sowohl solche, welche aus

Axencylinder der Purkinje'schen Zellen an der Bildung jener korbartigen Fasergeflechte um den Zellleib der Purkinje'schen Zellen anbetrifft, so habe ich diese auch an gefärbten Schnitten nachweisen können. Auf Fig. 4, Taf. XI sind dieselben als „aus der Körnerzone aufsteigende Axencylinder“ bezeichnet. Die in die Molecularzone aufsteigenden Axencylinder (Kletterfasern von Cajal, die wohl zum Theil nach Popoff und mir Collateralen der Axencylinderfortsätze Purkinje'scher Zellen sind, und weiter noch aufsteigende Collateralen der Axencylinderfortsätze der Korbzellen sind) haben in Anbetracht der Feinheit der ganzen Verhältnisse sichere Beobachtungen über gegenseitige Anfügungen feinsten Zweige nicht gewinnen lassen. Nach einer anderen Seite hin erscheinen jedoch die Ergebnisse solcher Beobachtungen wichtig. Sie zeigen einmal, wenn man das Verhältniss der Neurosomen des Axencylinderprotoplasmas jener Cajal'schen Kletterfasern zu denjenigen der gröberen, feineren und feinsten Dendriten der Purkinje'schen Zellen berücksichtigt, dass die Endverzweigungen der Axencylinder bedeutend neurosomenreicher sind als die entsprechenden Protoplasmaäste. Figg. 7 und 8 auf Taf. XI zeigen

anderen Nervenzellen einströmen, als auch diejenigen, welche in ihm selber durch vitale Vorgänge entstehen — wobei wiederum das jedesmalige Verhältniss beider die mannigfachen Resultanten bedingt — so muss diese in der Zelle herrschende und je nach den Reizcombinationen verschiedene Reizempfindung zu einer Selbstempfindung führen und sich steigern, sobald der von der Zelle emittirte Reiz durch die Einrichtung der rückläufigen autocellulären Collateralen empfunden wird.

Da sich bei motorischen Zellen (Vorderhorn, Oculomotoriuskern) solche Einrichtungen finden, so dürfte das sogenannte Muskelgefühl hierauf mit beruhen. Wenn bisher dasselbe durch das Vorhandensein sensibler Sehnennerven allein erklärbar wurde, die von den Golgi'schen Sehnenspindeln aus durch die der Grösse der Muskelcontraction entsprechenden Dehnungsveränderungen der Sehnensmassen erregt werden und diese Reizung weiter central den betreffenden motorischen Stationen u. s. w. übermitteln, so kommt ausser diesem noch die Einrichtung der autocellulären Collateralen in Betracht, die auch erklären würde, dass eine intendirte Bewegung in der entsprechenden Stärke gefühlt wird, ohne dass eine wirkliche Muskelcontraction eingetreten ist.

Vielleicht ist diese erörterte Einrichtung im Centralnervensystem noch in weiterer Weise durch eingeschaltene Neuronen, z. B. die Golgi'schen Zellen, complicirt, deren Natur und Bedeutung sonst noch völlig im Dunkeln liegt. Vielleicht fallen auch jene histologischen Anordnungen in diese Gruppen der für rückläufige Nervenreize dienenden Mechanismen, die besonders in der Grosshirnrinde nach den Untersuchungen von Martinotti und R. Cajal durch das Vorhandensein zahlreicher Nervenzellen mit zur oberflächlichen Schicht aufsteigenden Nervenfortsätzen vorgezeichnet sind, welche in derselben Zone mit den Dendriten ihrer Ursprungszellen sich durchflechten und verzweigend enden.

ese auffallenden Unterschiede, welche nach feinsten Schnitten gezeichnet worden sind, die von mit Altmann'scher Chromosmiumlösung fixirtem Material stammen und nach der von ihm angewandten Methode der Granularfärbung, aber milderer Differenzirung, in der oben besprochenen Weise gefärbt sind. Ueber das Vorkommen von so nachweisbaren Granulis in der Molecularschicht der Kleinhirnrinde liegen bereits Altmann'sche Abbildungen und Angaben vor. Die Fig. 2 seiner Taf. XIII der Elementarorganismen, II. Auflage, zeigen deutliche Unterschiede granulareicher und granularer Artheile in den Geflechte der Molecularzone, die er jedoch auf die Dendriten der Purkinje'schen Zellen zuschreibt.

Beim erwachsenen Thier kann man nun beobachten, wie aus der Körnerzone bzw. der Schicht der Purkinje'schen Zellen häufigere und stärkere Neurosomenzüge, die entsprechend dicken Axencylindern angehören, in die Molecularzone eindringen und dem Verlauf der grossen Stammendriten folgen. Die feineren Verzweigungen dieser Dendriten, die sich als gelbliche hellere Züge mit vereinzelt Granulis repräsentiren, sind jedoch in sehr dichter Weise von neurosomenreichen Axencylinderendflächen umflochten bzw. besetzt, was auch für die unmittelbar unter der Oberfläche der Molecularzone liegenden feinsten Dendritenzweigen gilt. Bei der Feinheit aller dieser Verhältnisse habe ich deutliche Beobachtungen an diesen Abschnitten der Molecularzone bezüglich Concrescenzverhältnisse nicht machen können, auch nicht an Praeparaten, wo nicht nur die Neurosomen, sondern auch das Axospongium der peridendritischen Axencylinderendflächen wie das Cytospongium der Dendriten tingirt waren. Der oben angegebene Wichtigkeitsunterschied in der Grundmasse beider (Axencylinderendriten) tritt auch hier an den feinsten Fäserchen deutlich hervor.

Den Typus peridendritischer Axencylinderendflächen zeigen weiterhin mehr vereinzelte Fasern, welche vielleicht als Collateralen der Axencylinderfortsätze Purkinje'scher Zellen aufzufassen sind, die aber nicht im Korbgeflecht des Zelleibes endigen, auch nicht weiter in die Molecularzone sich verzweigend aufsteigen, sondern bereits an Stammdendriten unverzweigt zu endigen scheinen. Fig. 5, Taf. XII zeigt eine solche in Frage stehende nervöse Faser von einem Golgi-Praeparat der erwachsenen menschlichen Kleinhirnrinde, die sich dünner werdend an einem zugleich mit imprägnirten Protoplasmafortsatz erster Ordnung einer Purkinje'schen Zelle anlegt. Ich habe nun an gefärbten Schnitten solche Verhältnisse beim Hund wiedergefunden und auch beobachten können, wie aus einer zweireihig längsvacuolisirten und stark granulirten Nervenfaser schliesslich ein einreihig vacuolisirter Protoplasmafaden wurde. Bei unendifferenzirter Eisenhämatoxylinfärbung erschien diese Endfaser wie ein dünner und dunkler tingirter Belag, welcher unmittelbar dem ebenfalls längs-



vacuolisirten Protoplasma des Dendriten anhaftete, welches heller gefärbt war. Zwischen beiden Protoplasamassen bestanden die Verhältnisse der Concreescenz insofern die Vacuolenreihen beider an der Grenzfläche durch ein und dieselbe Plasmaschicht vereinigt waren.

Die Cajal'schen Moosfasern der Körnerschicht sind an gefärbten Schnitten leicht zu erkennen bezw. in ihrer Structur zu beobachten. Alkohol oder Sublimatfixierungen mit nachfolgenden einfachen Hämatoxylin-Eosinfärbungen zeigen bereits auch an dickeren Schnitten zwischen den blau gefärbten Körnern rein roth gefärbte Haufen von unregelmässiger Gestalt. In letzteren auffallenden Stellen sind die Enden dieser Axencylinder in vorzüglicher Weise zu erkennen, wenn man feinste Schnitte an denen die Neurosomen allein gefärbt sind, untersucht. Die Fig. 11 auf Taf. XI zeigt die hier in Betracht kommenden Verhältnisse. Die zwischen den ungefärbten Kernen der Nervenzellen der Körnerschicht liegenden Haufen zeigen sich aus ungleich zusammengedrängten Granulis aufgebaut. (Die Altmann'schen Abbildungen Fig. 1 Taf. XIII der Elementarorganismen II. Aufl. zeigen gleichmässige Granulirung dieser Stellen, die nach ihm „auf regeren Stoffwechselumsatz in der Körnerzone“ hinweisen.) Die ausserordentlich dicht gedrängten Granula, die nach meiner Beobachtung Neurosomen von Axencylinderendflächen vorstellen, zeigen sehr mannigfaltige Formvarianten. Sie sind theils strangartig, theils kugelig; oft zeigen sie geweihartige Formen und dem Anscheine nach auch netzartige gröbere Verbindungen. Die granulaärmere Grundmasse in welcher sie liegen und in die man sie auch eindringen sieht, entspricht entweder dem neurosomenarmen Zellprotoplasma der Körnerzellen oder deren Enddendriten, was an so gefärbten Schnitten nicht entschieden werden kann. Dass es Axencylinderenden sind, geht aus Sublimatfärbungen hervor, die ich von einem erwachsenen Hund erhalten habe (Fig. 3, Taf. XII). Hierzu stimmen auch die jüngsten Beobachtungen von Dogiel,<sup>1</sup> der mit Hilfe vitaler Methylenblaufärbungen in der von ihm angegebenen Methodik ähnliche Formbildungen der Cajal'schen Moosfasern, die nach seinen Beobachtungen netzartige Endverzweigungen bilden, in der Körnerschicht der Kleinhirnrinde von Vögel beobachtet hat.

Es zeigt sich also auch hier wieder, dass die letzten Axencylinderverzweigungen und ihre Endflächen im histologischen Sinne sehr neurosomenreich sind, zum Unterschied von dem Zellprotoplasma, mit dem sie in Verbindung treten, welches bedeutend neuro-

an den Glomerulis olfactoriis im Bulbus olfactorius des Kaninchens ergeben, die hier zwischen den Endverzweigungen der Dendriten der Mitralzellen und derjenigen der Riechnerven bestehen (Fig. 3, Taf. IX).

### Vorderhorn des Rückenmarks.

Die multipolaren grossen Nervenzellen dieser Region, die ich bei Hund, Kaninchen, Katze, Rind und Kalb untersucht habe, zeigen in evidenter Weise auf feinsten Schnitten eine im Allgemeinen mit obigen Beobachtungen übereinstimmende Beziehung zu den vielen feinen Axencylinderverzweigungen der grauen Substanz. Am Zellleib, an der Abgangsstelle von Dendriten, an dem Ursprungshügel des Axencylinderfortsatzes und schliesslich an den Dendriten selber und ihren weiteren Verzweigungen haften, wie an vielen Stellen zu beobachten ist, mehr oder minder zahlreiche Axencylinderfäserchen an, die als solche an ihrer Structur erkennbar sind, und welche sich aus dem Fasergewirr der grauen Substanz lösen und mehr oder weniger vollständig den pericellulären Raum anfüllend der unscharf abgegrenzten Oberfläche der Nervenzelle anschmiegen. Viele derselben zeigen besonders an den Dendriten kleine fussartige Verbreitungen ihres Protoplasmas, an welchen letzteren Stellen eine Concreescenz des Axencylinderprotoplasmas mit dem Zellprotoplasma zu beobachten ist. Denn eine irgendwie deutliche Grenze zwischen den Maschen des Axospongium und denen des Cytospongium ist hier nicht mehr zu beobachten; beide hängen vielmehr nach dem oben beschriebenen Modus anscheinend unmittelbar miteinander zusammen. Diese pericellulären bzw. peridendritischen Axencylinderendflächen dürften den von Golgi, R. Cajal u. A. nachgewiesenen Collateralen der Rückenmarkstränge bzw. denen der Axencylinderfortsätze der verschiedenen Rückenmarkszellen entsprechen.

Ueber die Beziehungen von Axencyclindern der grauen Substanz zu Vorderhornzellen des Rückenmarks und ihre Zusammenhänge liegen die classischen Untersuchungen von Deiters<sup>1</sup> vor, welche durch Ausbildung besonderer Macerations- und Isolationsmethoden zur Entdeckung der Axencylinderfortsätze an dieser Kategorie von Nervenzellen geführt haben. Dieselben besitzen für die hier behandelte allgemeine Frage nach den engsten

an den Vorderhornzellen des Rückenmarks, sowie an vielen anderen Zellen des Hirnstammes, der Brücke, des Kleinhirns, des Ammonshorns ausser dem einen Axencylinderfortsatz ein zweites System von feinen Axencylindern beobachtet hat, welche von den Dendriten mit seitlicher dreieckiger Basis abgehen. Beide Arten von Axencylinder sind nach Deiters entspringende Fortsätze der Nervenzelle und bekommen in gewisser Entfernung von der Zelle im Gegensatz zu den Protoplasmafortsätzen Markhüllen, von denen sie auch durch besondere Strukturunterschiede ausgezeichnet sind. Es fragt sich nun, ob nicht das von Deiters beobachtete zweite System entspringender Axencylindern mit den nach obigen Beobachtungen den Dendriten durch Concrescenz angefügten Axencylinderendflächen identisch ist. Bei der Bedeutung dieser principiellen Fragen citire ich ausführlich die betreffenden Angaben von Deiters.

S. 37: „Controlirt man die verschiedenen Protoplasmafortsätze, so stösst man auf ein zweites wichtiges, dem obigen analoges Verhältniss. Von den gewöhnlichen Verästelungen abweichend, sieht man an vielen Fortsätzen grösserer wie kleinerer Zellen eine Anzahl sehr feiner, leicht zerstörbarer Fasern abgehen, welche nicht als einfache Theilungen erscheinen, indem sie meist seitlich mit dreieckiger Basis aufsitzen (Fig. 1 bb). Diese Fortsätze sind sehr difficil, nur in bestimmten Lösungen in ihrer Verbindung zu erhalten, und zeigen keine bemerkbare Abweichung von den Axencylindern feinsten Nervenfasern, mit denen sie ein etwas unregelmässiges Ansehen, leichte Varicositäten, und dasselbe physikalisch-chemische Verhalten gemein haben. Sie verästeln sich zuweilen. In seltenen Fällen ist es mir gelungen, auf einem dieser Fortsätze eine dunkelrandige Contour zu erkennen, und ich stehe nicht an, in ihnen ein zweites System abgehender Axencylinder zu sehen, welches von den oben genannten grossen Durchweg unterschieden erscheint.“

So erscheinen denn die Ganglienzellen, welche ich bisher untersucht habe, als Centralpunkte für zwei Systeme echter Nervenfasern, einer meist breiteren, immer einfachen und ungetheilten Fasern, und eines zweiten ausgedehnten Systems von kleinsten Fäserchen, die an die Protoplasmafortsätze angeheftet sind.“

S. 64: „Der weitere Beweis (dass die Protoplasmafortsätze dem Zellleib äquivalent sind) wird, wie ich auseinandersetzen muss, darin liegen, dass die Zellenfortsätze gerade so gut wie die Zellenkörper abgehenden Nervenfasern zum Ursprung dienen können. — — — Ich bin überzeugt, dass man bei vernünftiger Nachbehandlung in den beschriebenen

älliges sind. Ich gebe zu, dass die Merkmale, welche ich an manchen nerartigen Fäserchen kennen gelernt habe, in mancher Beziehung grössere Bestimmtheit wünschen lassen, aber ich muss die Beschreibung aufrecht halten, weil ich diese Fäserchen, wenn auch nicht häufig, von einer dunkelrandigen doppelten Contour umgeben gesehen habe. Es wären also Axencylinder der kleinsten Nervenfasersch, welche hier den Protoplasmafortsätzen aufsitzen. Die genannten Fäserchen, wenn sie wie gewöhnlich nicht erscheinen, sitzen meist mit einer etwas dreieckigen Anschwellung den Protoplasmafortsätzen auf, in sie übergehend, also nicht bloss anliegend. Sie sehen meist nicht glatt, sondern wie fein varicöses aus. Die Varicositäten lassen sich indessen nicht so bestimmt den regelmässigen Bildungen vergleichen, wie sie in den feinsten Endaxencylindern und den Sinnesapparaten zu finden sind, und hier etwas so charakteristisches haben. Es lassen sich an ihnen noch Theilungen, aber der allerfeinsten Art, anerkennen, doch sind sie meist ungetheilt. Ich halte also die Fäserchen, wie ich demnächst auseinandersetzen muss, für nicht verschieden von den Axencylindern der feinsten Nervenfasersch, und sehe in ihnen ein System von mit den Ganglienzellen in Verbindung stehenden Nervenbahnen.“

Aus diesen Ausführungen von Deiters ergibt sich zunächst, dass er jene von ihm an Dendriten beobachtete Axencylinderfäserchen mit ihrem Protoplasma in dasjenige der Zelldendriten übergehen lässt, also keinen Contact, sondern eine Continuität zwischen beiden bestehen lässt. Hierin stimmen also die oben besprochenen Beobachtungen an feinen gefärbten Schnitten mit der Untersuchung von Deiters an Isolationspräparaten überein, da sie oft eine Concrescenz fussartig verbreiteter Axencylinderfäserchen, die offenbar den seitlichen mit dreieckiger Basis abgehenden feinen Axencylindern des zweiten Systems von Deiters entsprechen, mit dem Protoplasma von Dendriten gezeigt haben. Ich habe mich ausgiebiger mit der von Deiters geübten Methode der Isolation beschäftigt und auch die von ihm gemachten Beobachtungen wieder machen können; doch habe ich nicht nur an Dendriten, sondern auch am Zelleib solche feinsten Axencylinderfäserchen, wenn auch nicht sehr zahlreich, ansitzend gesehen, wenn besonders vorsichtig und nicht völlig ausgiebig isolirt wurde. Mit Vortheil habe ich mich einer Art von Schüttelmethode bedient, die darin besteht, dass man vorsichtig etwas von der durch dünne Chromsäurelösungen (1 : 10000) einige Zeit macerirten grauen Vorderhornsubstanz in einem Tropfen derselben Lösung auf den Objectträger bringt und nun durch kurzes ruckweises Hin- und Herbewegen desselben eine vollständige, wenn auch langsame Auflockerung und Isolation der nervösen Elemente herbeiführt. Untersucht man günstige Stellen dann mit Immersionslinsen, so kann man sich leicht von der Richtigkeit der Deiters'schen Beobachtungen überzeugen und ausserdem fest-

stellen, dass die Nervenzellen, wohl in Folge jener dünnen Fixirungsflüssigkeit, eine vorzüglich klare Wabenstructur bekommen haben. Durch Färbungen mit Erythrosin gewinnen die Beobachtungen noch an Deutlichkeit und Sicherheit.

Ich habe ferner aus solchem so fixirten bezw. macerirten Material durch sehr vorsichtige und langsame Einbettung in Paraffin dünne bis  $1\mu$  starke Schnitte hergestellt und entsprechend gefärbt, um jene anderen Beobachtungen über Conrescenz auch an so vorbereitetem Material zu controliren und mit den nach der Deiter'schen Methodik erzielten Bilder zu vergleichen. Fig. 9 auf Taf. XI ist nach einem so hergestellten Schnittpreparat gezeichnet worden und zeigt an einem Dendriten einer Vorderhornzelle aus dem Lumbalmark vom Hund die besprochenen Details. Neurosomen sind in den ansitzenden Axencylindern, von denen der eine vorzüglich jene „seitliche dreieckige Basis“ erkennen lässt, nicht bei dieser Färbung zu beobachten gewesen, in Folge jener angewandten hierfür ungeeigneten Methode. Dieselben Verhältnisse angehefteter Axencylinder zeigen Nervenzellen desselben Schnittes auch am Zelleib, so dass also eine völlige Uebereinstimmung dieser so gewonnenen Beobachtungen mit den durch jene obige Isolationsmethoden erzielten Resultate besteht.

Es kann sich aber nicht um ein System entspringender feinsten Axencylinder handeln, wie Deiters aus seinen an und für sich richtigen Beobachtungen geschlossen hat, welche das Protoplasma derselben in das des betreffenden Dendriten übergehend zeigten, sondern um endende Axencylinderverzweigungen, welche von anderen Nervenzellen als Axencylinderfortsätze entsprungen sind und in dem von mir erörterten Sinne hier in Conrescenz zu einer anderen Nervenzelle getreten sind.

Für die Entscheidung dieser principiellen Frage, ob entspringendes oder endendes System vorliegt und ob dieses einen ausführenden Apparat der Nervenzelle wie der eine zunächst ungetheilte Axencylinderfortsatz vorstellt oder eine reizempfangende und übertragende Einrichtung bedeutet, giebt vor Allem die von His entwickelte Neuroblastenlehre eine sichere Grundlage. Die von ihm gefundenen birnförmigen Zellen (Neuroblasten) gewisser Wandschichten des embryonalen Gehirnröhres treiben hiernach zuerst aus sich einen einzigen Fortsatz hervor, den Axencylinderfortsatz der späteren Nervenzellen, der durch ferneres Wachsthum seitliche Sprossen auswachsen lässt (Collateralen) und durch verschiedene Ausgestaltung seines endständigen Wachsthumsconus mannigfaltige Endverzweigungen an anderen Gewebsabschnitten des Körpers im Laufe weiterer durch Fortwachsen bedingter Entwicklung ausbildet; während die Dendriten nach His erst in secundärer Weise aus dem Zellprotoplasma als Auswüchse und Ver-

längerungen des Neuroblasten entstehen, eine Oberflächenvergrößerung desselben bewirkend. Von den so entstandenen Nervenfasern bleibt nun ein grosser Theil zum Unterschied von den in die Körperperipherie gelangenden Nerven in seinem weiteren Wachsthum intracerebral als Leitungsbahnen des Centralnervensystems und kann so zu einem Umwachsen anderer Nervenzellen durch solche Axencylinderendflächen führen, die je nach den verschiedenen örtlichen Bedingungen die mannigfachsten morphologischen Gestaltungen annehmen. Ausserdem kommen für solche Nervenzellenumwachsungen die nach His in's Gehirn hineinwachsenden centralen Theiläste der Axencylinderfortsätze der Nervenzellen der Kopf- und Spinalganglien in Betracht.

Besonders durch die Untersuchungen von R. Cajal sind mit Hülfe der Golgi'schen Silberfärbung eine Reihe solcher korbartiger oder geflechtartiger Bildungen um Nervenzellen an Embryonen bzw. neugeborenen bis wenige Tage alten Thiere nachgewiesen und vom Standpunkt der His'schen Neuroblastenlehre gewürdigt worden. Durch weitere sich anschliessende Beobachtungen von Kölliker, Retzius, v. Gehuchten, v. Lenhossék, Dogiel u. A. sind solche Beziehungen von Axencylinderfortsätzen zu anderen Nervenzellen in umfassender Weise nachgewiesen und hervorgehoben worden.

Es fragt sich nun aber erstens, ob nicht der Umwachsungsprocess von Nervenzellen durch Axencylinderendverzweigungen in späterer Zeit zu einer gewissen Verwachsung führen kann, zu einer Concrescenz zwischen dem Axencylinderendprotoplasma und dem Oberflächenprotoplasma der getroffenen und umwachsenen Nervenzelle, und weiter, wann überhaupt das Wachsthum der Nervenzellenfortsätze aufhört. Jedenfalls dürfte zunächst so viel klar sein, dass mit Beobachtungen, welche auf einer bestimmten Entwicklungshöhe, z. B. bei älteren Foeten, beim neugeborenen oder einige Tage alten Thier, die beiden Protoplasmaflächen des wachsenden Axencylinders und der ebenfalls noch wachsenden Zelle nur in Berührung oder Contact zu einander zeigen — die Vollständigkeit der Imprägnation oder Färbung vorausgesetzt —, noch nicht bewiesen ist, dass dieser Modus auch für alle spätere Entwicklungszeit in derselben Form bestehen bleibt.

Wenn also die oben mitgetheilten Beobachtungen eine Concrescenz zwischen Axencylinderendflächen und der Oberfläche von Nervenzellprotoplasma am erwachsenen Thier gezeigt haben, so können solche Verhältnisse nur auf weiteres Wachsthum zurückgeführt werden und durch Verwachsung früherer Contacte entstanden sein und alle diejenigen Axencylinder, welche ausser dem einen entspringenden Axencylinder der Nervenzelle angehören, also das zweite Deiters'sche System von feinen Axencylindern

repräsentiren, haben die Bedeutung nervöser, reizübertragender Axencylinderendflächen.

Ob aber überall eine so verursachte innigere Verbindung der Neuronen untereinander im Laufe der weiteren Ausbildung des Centralnervensystems eingetreten, ist eine Frage, die fürs erste wohl unentschieden bleiben muss in Anbetracht der schwierigen Untersuchungs- und Beobachtungsverhältnisse hier. Solche Frage ist die Folge gewisser Beobachtungen, auf die ich hier deshalb schon, wenn auch vorläufiger Weise, eingehen muss. Wenn ich auch die oben ausführlicher besprochenen Erscheinungen der Conrescenz an vielen verschiedenen Gegenden des Gehirns und an einer grossen Anzahl von Zellindividuen beobachtet habe, so sind mir doch unter dieser Reihe hin und wieder Nervenzellen begegnet, die höchst auffallender Weise nur sehr arm an Axencylinderendflächen erschienen. Bei solchen Zellen ist ein deutlicherer pericellulärer Raum — auch bei Anwendung der obigen Fixirungsmittel — zu erkennen; am Zelleib sind auffallend wenige angeheftete Axencylinderfäserchen erkennbar; dagegen sind an den Stammdendriten wieder häufigere angefügte Axencylinderendflächen vorhanden. Vielleicht sind dies Zellformen, welche nur am Zelleib von Umwachsungen frei geblieben sind; oder aber es handelt sich hier um durch die Methode des Fixirens u. s. w. bedingte Abreissungen.

Die Lehre vom Nervencontact stützt sich ausser auf mehrere allgemeine wichtige Gesichtspunkte, hauptsächlich auf die Beobachtungen an Silberpraeparaten von Embryonen, neugeborenen Thieren oder einige Tage bis Wochen alten Thieren, die freie Endverzweigungen der Axencylinderfortsätze gezeigt haben.

Solche Beobachtungen können nun nicht mehr absolut beweisend sein, weil sich beim erwachsenen Thier nach obigen Auseinandersetzungen Conrescenzverhältnisse zwischen Nervenzellen haben nachweisen lassen; und wenn sie zeigen, dass auf früherer Stufe nur Contactbeziehungen zwischen den einzelnen Neuronen bestehen, so können solche bei Berücksichtigung des ausgewachsenen Gehirns nur als vorübergehende und anfängliche bezeichnet werden, als physiologisch höchst wichtige Vorstufen zu weiteren und tieferen Einrichtungen des nervösen Mechanismus.

Dass das Alter der Thiere ein wichtiger Factor ist für die Beurtheilung der Verbindungsweise der Nervenzellen, hat bereits Béla Haller in seiner

setzen, während die Untersuchungen v. Gehuchten's an Embryonen derselben Art freie Endverzweigungen gezeigt hatten.

Ausser diesen Bedenken gegen die Richtigkeit der Contacttheorie müssen aber auch solche gelten, die sich aus der Methode selber und der durch dieselbe erhaltenen Imprägnationsbildern ableiten. Dies betrifft weniger die Unregelmässigkeit, dass bald Nervenzellen, bald axoncyllindrische Nervenfasern und Axencylinderverzweigungen, bald fast nur Stützgewebe von der Reaction betroffen werden. Vielmehr muss aber das auffallen, dass nur Theile oder Abschnitte eines Neurons bei der Golgi-Methode oder Sublimatmethode von Golgi allein gefärbt werden können.

So lässt sich häufig beobachten, dass nur Dendriten z. B. bei Purkinje'schen Zellen erwachsener Thiere allein imprägnirt sind, während der Zellleiber von der Reaction frei bleiben; dass ferner der Axencylinder oft nur eine kurze Strecke, meist bis zur Ansatzstelle der Marksheide gefärbt ist, während er in anderen Fällen bis zur Faserschicht imprägnirt ist und zahlreiche Collateralenverzweigungen beobachten lässt. Letzteres habe ich weiter in der Grosshirnrinde vom erwachsenen Menschen, Hund und Katze beobachten können.

Solche Ergebnisse sind bei aller Unscheinbarkeit von Werth, in der Frage, warum bei der Golgi-Methode, die doch vielfach auch am erwachsenen Nervensystem angewandt worden ist, die oben beschriebenen Verbindungen zwischen Nervenzellen und ihren Axencylinderendflächen bisher unbeobachtet geblieben sind. Nach den mit einer Ausnahme negativen Resultaten zu urtheilen, die ich selber bei meinen Versuchen mittelst der Golgi'schen Methoden erhalten habe, könnte man schliessen, dass dieselben der Imprägnation schwerer zugänglich sind. Nur bei den Purkinje'schen Zellen der erwachsenen menschlichen Kleinhirnrinde habe ich mit der Golgi'schen Sublimatmethode Axencylinderendflächen des pericellulären Korbes zusammen mit dem Zellleib imprägnirt erhalten (Fig. 1, Taf. XII) und auch hier noch häufig in der Form, dass gröbere Niederschläge die Zierlichkeit und Reinheit des Bildes an den meisten Stellen trübten. Im Trapezkern, Deiters'schen Kern u. s. w. habe ich mit solchen Schwarzfärbungen unsichere Resultate erhalten; vielleicht wird es auch in anderen Fällen und unter anderen Bedingungen gelingen, dieselben auch mit solchen Methoden der Beobachtung zugänglich zu machen.

Jedenfalls ist aber hervorzuheben, dass solche bisher negative Ergebnisse nicht entscheidend sein können in der ganzen Frage nach den engeren Verbindungen der Nervenzellen untereinander, da auch bei ge-



lungener Imprägnation der Factor nicht vollständig ausgeschlossen werden kann, dass trotzdem unvollständige Imprägnationen vorliegen. Dies begründen ausser anderem jene obigen Beobachtungen, welche die Möglichkeit zeigen, dass in Continuität befindliche Protoplasmatheile einer und derselben Zelle bei diesen Imprägnationsmethoden nicht zusammen zur färberischen Darstellung gelangen können. Und somit kann um so weniger daraus, dass bei so erhaltenen Praeparaten in der Mehrzahl der Fälle überhaupt die ganzen Axencylinderverzweigungen der grauen Substanz nicht zugleich mit den betreffenden umflochtenen Nervenzellen imprägnirt werden, geschlossen werden, dass deshalb keine Continuität vorliege. Um zu beurtheilen, ob zwei Dinge zu einander in Contact sind, muss es nothwendig erscheinen, beide zugleich beobachten zu können. Und wenn bei den diesbezüglichen Imprägnationen Zelle und Axencylinderendumflechtungen nicht zusammen von der Färbungsreaction getroffen waren, so kann der Schluss, dass deswegen ein blosser Contact vorliege, weiter nicht entscheidend werden. Vielmehr dürfte noch zu untersuchen sein, ob nicht in der Methode selber Ursachen für solche Erscheinungen enthalten sind. Vielleicht kommen hierfür die erwähnten Auflockerungen der Axencylinderendflächen in Betracht, welche andere Härtungseigenschaften durch das fixirende Chromosmiumgemisch erhalten als die feinen noch fester gefügten Axencylinderverzweigungen, aus denen sie hervorgehen, so dass dadurch andere Imprägnationsbedingungen resultiren. Es können auch Differenzen chemischer Art zwischen den zur Concrescenzfläche zusammentreffenden beiden Protoplasamassen bestehen, so dass hier die Bedingungen für das Zustandekommen der Chromsilbereiweissverbindung nicht oder nur selten bestehen und unvollständige Imprägnationen anscheinenden Contact oder anders bezeichnet eine Nichtconcrenz beweisen. Jedenfalls ist in der Vergleichung der oben erörterten histologischen Beobachtungen mit den Resultaten der Schwarzfärbungen zu constatiren, dass die Frage noch vielfach als eine durchaus offene gelten muss, ob bei den Golgi'schen Methoden vollständige Imprägnationen bis zum letzten Ende in zweifelhaften Fällen wirklich vorliegen oder nicht.

Dazu kommt nun weiter, dass die Golgi'schen Methoden und vor Allem die vitalen Methylenblaufärbungen Resultate gegeben haben, welche nur schwer mit dem Begriff des Contactes vereinbar erscheinen müssen. Von Golgi ist die Lehre vom netzförmigen Zusammenhängen der

Dogiel,<sup>1</sup> der die vitalen Methylenblaufärbungen in besonderer Modification angewandt hat, gezeigt, dass Beziehungen zwischen Nervenzellen der Retina existiren, die mit einem blossen Contact absolut unvereinbar sind. So kommen nach ihm Uebergänge von Dendritenzweigen und Axencylindertheilästen in einander vor, welche letzteren auch wieder in Uebereinstimmung mit der Golgi'schen Lehre untereinander zusammenhängen können. Ferner gehört in diese ganze Streitfrage nach den Beziehungen oder den Zusammenhänge der Neuronen die eigenthümlichen Beobachtungen über gröbere Anastomosen der Nervenzellen, wie sie u. A. Abbildungen von Dogiel und Béla Haller zeigen und die über allen Zweifel erhaben erscheinen. Ferner macht Béla Haller auf solche in seiner Polemik gegen v. Gehuchten aufmerksam (er giebt auch an, dass Anastomosenpraeparate von Göppert und Eninger u. A. aufbewahrt würden) wobei er zugleich den wichtigen Unterschied zwischen dem relativ noch unausgebildeten und dem völlig ausgewachsenen Nervensystem betont.

Berücksichtigt man alle diese Resultate in ihrem Verhältniss zu der Lehre, dass die Nervenzellen durch ihren Fortsätzen nur nach dem Modus eines Contactes in Beziehung zu einander stehen, so bleibt nur über, entweder, dass jene entgegenstehenden Beobachtungen Fehlerquellen optischer Natur enthalten und somit nur Vortäuschungen von Contactstellen engster Art vorliegen — was nicht anzunehmen ist —, oder aber das andere, dass im Laufe der vollständigen Entwicklung und Auswachsung des Neuroblasten zu zunächst noch selbständigen verzweigten und fortsatzreichen Nervenzellen Bedingungen eintreten können, welche aus einer nur gegenseitigen Berührung oder Umwachsung zur oberflächlichen Verwachsung der betreffenden Protoplasmatheile führen können, wie es die hier vorliegenden Untersuchungen zwischen dem Axencylinderendprotoplasma und der Oberfläche des Zellleibes bzw. der Dendriten anderer Nervenzellen zeigen.

Wenn ich hier auf das Verhältniss der obigen Darstellungen der histologischen Beziehungen von Axencylinderendflächen zu dem Protoplasma von Nervenzellen im Verhältniss zu der Golgi'schen Lehre von dem Zusammenhang der Nervenzellen durch Axencylinderverzweigungen oder der weiteren von Dogiel entwickelten Ansicht über Zusammenhänge von Nervenzellen

durch Dendriten und Axencylinder eingegangen bin, ohne dass ich selber Beobachtungen solcher Art an Schnittpreparaten habe machen können, so ist der Grund hierfür in einer gewissen allgemeineren Uebereinstimmung aller dieser Resultate gegenüber der Lehre von reinen Contactbeziehungen der Nervenzellen gelegen. Denn wenn die beobachteten Concrecenzverhältnisse zwischen Axencylinderendprotoplasma und dem Protoplasma eines Nervenzellenleibes oder seines gröberen Dendriten am erwachsenen Thier einmal interpretirbar werden aus der Lehre von der Entwicklung der Nervenzellen aus Neuroblasten, und zweitens ihre directe Bildung aus dem weiteren Wachsthum der herangewachsenen Axencylinderfortsätze der Nervenzellen abgeleitet werden muss, das zu einer gewissen Verwachsung der stets membranlos bleibenden nackten Protoplasmaflächen führt — so ist hierdurch die Möglichkeit gegeben, den zwischen der Contactlehre und der Lehre Golgi's und Dogiel's bestehenden Zwiespalt auf gleiche Principien zurückzuführen und damit beide Anschauungen einander zu nähern. Wenigstens ist, da eine Concrecenz zwischen Protoplasma des Zelleibes, gröberen Dendriten und demjenigen eines Axencylinders eintritt, die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass auch eine solche an anderen Stellen der verästelten Nervenzellen erfolgen kann.

Wie bereits gesagt, habe ich selber Beobachtungen an Schnittpreparaten im Sinne von Golgi oder Dogiel bisher nicht machen können; doch ist dieses leicht verständlich aus der Düntheit der Schnitte und aus der Complicirtheit solcher auf weitere Strecken liegenden Verhältnisse.

Ich habe zum Schlusse meiner ganzen Darlegungen noch auf die physiologische Folgerungen einzugehen, die sich in einfacherer Weise von den mitgetheilten Beobachtungen ableiten lassen. Als bedeutungsvoller Unterschied zwischen dem ausgewachsenen und völlig reifen Gehirn und dem unausgebildeten noch foetalen (oder neugeborenen und wenige Tage alten u. s. w.) muss die Verbindungsweise der Nervenzellen untereinander erscheinen. Die höher entwickelten Functionen eines fertigen Gehirnmechanismus können nur eine Folge gleichsinniger histologischer Veränderungen sein. Solche zeigen sich in der Grössenzunahme der Nervenzellen, an der Ausgestaltung ihrer Fortsätze, an dem Auftreten bestimmter Stoffe in ihrem Protoplasma, in der Zunahme an Substanz, an der Entwicklung von Markhüllen als Isolationsmassen an ihren Axencylinderfortsätzen und endlich an der Art und Weise, wie das Protoplasma vieler einzelner Nervenzellen untereinander verbunden ist. Sicherlich sind die ersteren Veränderungen an den nervösen Elementen wichtige Factoren für

von vielen Zellen getragenen complicirteren Functionen eines fertigen Organs vermag nur eine Erkenntniss der diesen zu Grunde liegenden Verbindung und Aneinanderreihung von Nervenzellen zu geben.

Wenn am ausgebildeten Nervensystem zum Unterschied vom unreifen eine innigere Verbindung von Nervenzellen zu Nervenzellengruppen durch Concreescenz von Axencylinderprotoplasma einer Zelle mit dem Zellprotoplasma einer zweiten, dritten, u. s. w. eingetreten ist, so muss ein derartiger festerer Zusammenschluss von Nervenzellen zu Zellcomplexen in functioneller Hinsicht auch eine Steigerung und Zunahme der Leistungen zur Folge haben.

Analysirt man des Näheren die Thätigkeit solcher gegliederter Nervenzellengruppen, die theils Reflexbögen einfachster Art repräsentiren theils durch complicirtere Einschlebung von Nervenzellenstationen zu verwickelten Reflexbögen höherer Function organisirt sind, so handelt es sich im Allgemeinen um die Aufnahme und Umleitung von Reizen sowie deren Fortleitung.

Was die Aufnahme von Reizen anlangt, so ist erstens zu unterscheiden, ob dieselben durch nacktes (freie intraepitheliale Nervenendzweige der Epithelien) oder durch besondere Hüllen eingekapselt (Meissner'sche Tastkörperchen, Krause'sche Endkolben, Grandry'sche Körperchen, Vater-Pacini'sche Körperchen) Axencylinderendprotoplasma centraler Nervenzellen vom Typus der Spinalganglien besorgt wird, oder ob in der Körperperipherie selbst gelegene modificirte Sinnesnervenzellen (Riechzellen der Säugethiere) durch von aussen einwirkende Kräfte erregt werden. In letzterem Falle muss die Erregung von dem äusseren direct getroffenen freien Abschnitt dieser Sinneszellen durch das Protoplasma des Zelleibes sich auf die centrale aus diesen Zellen entspringende Leitung fortpflanzen. Die Umleitung des Reizes erfolgt also hier durch die ganze Zelle selbst.

Aehnlichen Typus zeigen die bipolaren Zellen der Stäbchen von Zapfen, sowie die bipolaren Zellen des Schneckenganglions, insofern auch hier die Umleitung von Reizen auf in's Gehirn eindringende Leitungsbahnen nur durch das Protoplasma des Zelleibes hindurch erfolgen dürfte.

Gleiches braucht nicht bei den Nervenzellen vom Typus der Spinalzellen der Fall zu sein, deren einer Fortsatz mit seinen beiden Theilästen Umleitungsbedingungen, wenigstens im Ursprungs-

angrenzenden Zone jenes Hügels aufhört, so kann schon hier die durch den peripheren Fortsatz einströmende Erregung von der einen auf die andere Protoplasmahälfte des Axencylinderhügels und damit auf den centralen zum Rückenmark ziehenden Theilast übertragen werden, so dass also bei diesem Nervenzellentypus in diesen Fällen der übrige Zelltheil theoretisch nicht für die Umleitung von Reizen jedesmal in Betracht kommt. Natürlich ist bei dieser Frage der Factor immer zu berücksichtigen, in welcher Weise und Grösse *intra vitam* jedesmal bestehende Protoplasmazustände eine modificirende Einwirkung auf diese Umleitungszone der Reize ausüben.<sup>1</sup>

Für die Fortleitung von Reizen in's Centralnervensystem sind mit Ausnahme der Geruchsleitung bei Säugethieren überall markhaltige Axen-

<sup>1</sup> v. Lenhossék hat bereits (*Feinerer Bau des Nervensystems*. 1895. S. 275 bis 276) die unipolare Zellform des Spinalzellentypus darauf hin angesehen, ob dieselbe die Bedeutung haben könne, „den Zellkörper aus der nervösen Bahn gleichsam auszuschalten“, wobei er zu dem Resultat kommt, dass solches nicht anzunehmen sei. „Eine solche Hypothese muss also von vorneherein als unwahrscheinlich bezeichnet werden, angesichts der hohen physiologischen Rolle, die man mit Recht den Nervenzellen anderer Localitäten zutheilt, auch müsste da zwischen den Fischen, wo der Innervationsstrom die Zeitlebens oppositipole Zelle sicher passirt, und den anderen Vertebraten in dieser Hinsicht ein principieller Unterschied angenommen werden, was für jene Auffassung gleichfalls nicht günstig ist.“ Weiter verworther dann v. Lenhossék die bekannten Beobachtungen von Wundt und Gad u. Joseph über Verzögerung von Reizen in Ganglienknoten.

Die erstere Beweisführung von Lenhossék, dass auch bei den unipolaren Spinalzellenformen der peripher einströmende Reiz den Zellleib durchströmen muss, um centralwärts weiter zu gehen, kann meines Erachtens nicht entscheidend werden, weil sie ohne Weiteres die morphologisch erschlossene aber wohl sicher richtige Bedeutung eines bipolaren Zellleibes für Reizleitungen einfach auf eine unipolar gewordene Zelle überträgt; während doch eher anzunehmen ist, dass gerade die frühe Ausbildung eines einzigen in zwei T-Aeste sich gabelnden starken Fortsatzes bei diesem Zelltypus Veränderungen nach sich ziehen muss, welche einer mehr directen Umleitung günstig erscheinen. Etwas anderes und weiteres ist natürlich die Frage, inwieweit der Zellleib von dem peripher einsetzenden Reiz erregt wird und damit in seinen vitalen Aeusserungen beeinflusst werden kann, so dass also erst secundär aus der Zelle ausströmende Reize complicirend hinzukommen könnten. Der Zellleib unipolarer Spinalzellen scheint nach den jüngsten Befunden Dogiel's (*Anatomischer Anzeiger*. 1896. Der Bau der Spinalganglienzellen bei Säugethieren) als Umleitungszone auf den einen Fortsatz für diejenigen Reize zu dienen, welche durch pericelluläre Endgeflechte verzweigter Axencylinderfortsätze vom zweiten Typus der Spinalzellen (Dogiel) auf ihn übertragen werden.

Was dann endlich jene von v. Lenhossék herangezogenen Beobachtungen über

linderleitungen vorhanden, wodurch nach der Ansicht von Ambronn und mir<sup>1</sup> ein wirksamer Schutz vor Allem gegen osmotische Störungen, die von der Quere auf das Axencylinderprotoplasma einwirken können, gegeben

Es wird deshalb auch in dieser Begründung die Fortleitung von Erregungen im Innern des Gehirns von Nervenzelle zu Nervenzelle hauptsächlich und wesentlich durch ihre markhaltigen und also geschützten verbindenden Fortsätze, ihre Axencylinderfortsätze, geschehen können. Von R. y Cajal ist die Theorie von der dynamischen Polarität der Nervenzellen aufgestellt worden, wonach die Axencylinderfortsätze centrifugale, die Dendriten dagegen centripetal leiten sollen. Gegen diese allgemeine Fassung solchen Gesetzes sprechen aber in erster Linie die Befunde an Spinalzellen — nach R. Cajal sollen die peripheren Theiläste eines Fortsatzes Dendriten entsprechen —, welche zeigen, dass erstens die peripheren Leitungsfortsätze eine Axencylinderstructur zeigen, die nicht verschieden von den centralen Theilästen, die nach R. Cajal die eigentlichen Axencylinder dieser Zellen vorstellen, unterschiedlich ist, und dass zweitens Markumhüllungen zeigen, die sonst nur Axencyclindern zukommt. Bei den Spinalzellen haben also die peripheren Axencylinderfortsätze centripetale Leitungsfunktionen.

Bei den oben besprochenen centralen Nervenzellen von multipolarer Gestalt (Nervenzellen des Vorderhorns, Deiters'schen Kerns, Trapezkerns, vorderen Acusticuskerne, sensiblen Trigeminskerns, der Formatio reticularis und Purkinje'sche Zellen der Kleinhirnrinde) erscheinen sicher als Uebertragungszone von Reizen, die von anderen Nervenzellen hergeleitet werden, jene Concrenzenstellen zwischen Axencylinderprotoplasma und dem Zellprotoplasma dieser betreffenden Ganglienzellen. Die Umleitungszone dieser einströmenden Reize auf den ausführenden weiterleitenden Apparat, ihren markhaltigen Axencylinderfortsatz, ist andererseits das zwischenliegende Zellprotoplasma, welches je nach der Mannigfaltigkeit und Lage der Concrenzenstellen (Dendritenabschnitte in verschiedener Entfernung von der Zelle, Theile des Zellleibes in verschiedener Entfernung vom Axencylinderursprungspunkt) ausserordentlich zahlreiche und variante Verhältnisse für intracelluläre Reizumleitungen und dadurch verursachte Erregungen des lebenden Zellprotoplasmas bedingt. Wenn der aus einer solchen erregten Nervenzelle in das verzweigte System seines Axencylinderfortsatzes ausströmende Reiz, sei es in der Richtung zu anderen Nervenzellen, oder zu Muskel, Drüse, nur als Resultante sämmtlicher in

<sup>1</sup> Ambronn und Held, Ueber Entwicklung und Bedeutung des Nervenmarks. *Dies Archiv*. 1896.

der Zelle in dem betreffenden Augenblick herrschenden Kräfte gelten kann, so ist es weiter die Aufgabe, nicht nur die Quelle der eine Nervenzelle erregenden Reize festzustellen, sondern auch die Umleitungsbedingungen derselben durch die entsprechenden Zelltheile zum Axencylinder hin und deren Verhältniss endlich zu den eigenen Lebensvorgängen der durchströmten Nervenzelle zu eruiren. Die Umleitungszone der Nervenzelle erscheinen vorläufig histologisch hauptsächlich als verschiedene und verschieden beschaffene Weglängen zwischen den Conrescenzflächen, die ich physiologisch kurz als Reizübertragungszonen bezeichnen will, und der Stelle des entspringenden und später markhaltig werdenden Axencylinders. Die Weglängen für solche intracelluläre Reize schwanken nun beträchtlicher, je nach der Grösse der Zelle selbst und je nach der verschiedenen Entfernung der Conrescenzflächen vom nervösen Ursprungshügel. Und es kann auch physiologisch nicht gleichwerthig sein, ob der Reiz von einer am Ursprungshügel selbst oder in der Nähe oder in einer weit am Dendritentheilelast gelegenen Conrescenzfläche einsetzt, vorausgesetzt, dass gleiche Zustände des lebenden Protoplasmas in seinen verschiedenen Zellabschnitten herrschen. In wie weit dies letztere *intra vitam* vorkommen kann oder vielmehr wie gross und wie beschaffen der Factor ist, welcher in der Lebensthätigkeit des Nervenzellenprotoplasma liegt, so dass einströmende Reize ungeändert wieder abfliessen können oder gehemmt werden und vollständig verschwinden können, diese Aufgabe experimenteller histologischer Forschungen wird wohl noch lange, wenn nicht für immer ungelöst bleiben. Die Ungleichheit der verschiedenen Theile einer Nervenzelle, welche im Fixirungsbild als Unterschiede in der Menge und Gruppierung der Nissl-Körper, der Neurosomen sowie in der wechselnden Grösse der Vacuolen des Cytospongium u. s. w. erscheint, lässt bereits jetzt einen Blick in die Vorgänge im Protoplasma der Nervenzellen thun.

Beachtenswerth ist ferner die Oberflächenlage der Conrescenzfläche, welcher unmittelbar dem pericellulären Lymphraum anliegt. Da von diesem jedenfalls die Ernährung der Zelle und ihr Stoffwechsel beherrscht wird, so dürfte einleuchten, dass die hier sich austauschenden Stoffe direct eine Einwirkung auf die von ihnen umspülten Conrescenzflächen haben müssen. Somit ist ohne Weiteres verständlich und erklärbar weshalb gewisse Gifte Gehirnfunctionen zerstören, sobald sie in der lymphatischen Gehirnflüssigkeit vertheilt die Conrescenzflächen alteriren oder dauernd schädigen, welche sie natürlich zuerst treffen müssen. Und jede

Functionen zur Folge haben. Die einsetzenden Wirkungen eingeführter Gifte dürften wohl mit auf solche Verhältnisse zurückzuführen sein, abgesehen von ihrer weiteren Wirkung auf das Leben der Zelle selber.

Von diesem letzteren Gesichtspunkt aus, welcher in der inneren Beschaffenheit der Conrescenzflächen oder der Reizübertragungszonen der Nervenzellen für ihre gegenseitige functionelle Verbindung unter einander sehr wichtige Verhältnisse zeigt, erscheint es aussichtsvoll, die wechselseitigen Beziehungen derselben bei den verschiedensten functionellen Phasen der Gehirnthätigkeit als Erklärungsmoment für die physiologischen Zustände des langsameren und schnelleren Reflexes, der Ermüdung, der Aufmerksamkeit, des Schlafes u. s. w. heranzuziehen.

Inwieweit es gelingen wird, solche Aenderungen histologisch zu erkennen und zu beobachten und damit einen realen Boden für eine Theorie der functionellen Verbindungen der Nervenzellencomplexe zu gewinnen, muss weiteren und besonderen experimentellen Versuchen bleiben.

Leipzig, 15. October 1896.

---



## Erklärung der Abbildungen.

(Taf. IX—XII.)

Die Abbildungen auf Taf. IX—XII sind von mir selber nach eigenen Praeparaten und unter Benutzung des Abbe'schen Zeichenapparates ausgeführt worden; die starken Vergrößerungen sind theils mit einer Zeiss'schen Oelimmersionslinse (Apochromat-Objectiv homog. J. 2·0, Ap. 1·40) theils mit einem älteren und sehr leistungsfähigen Hartnack'schen Immersionssystem (Hartnack. Apochrom. Obj. 2·0, Ap. 1·35) erhalten worden.

### Taf. IX.

**Fig. 1.** Schwach vergrößerte Skizze eines Längsschnittes von einem  $1\frac{1}{2}$ , = hohen Rückenmarksegment des Lumbalmarkes vom Kaninchen, welches frisch auf  $1\frac{1}{2}$  Stunden in 80 Procent Alkohol mit  $\frac{1}{4}$  Procent Natronlangengehalt gebracht und dann in das v. Gehuchten'sche Gemisch (Alkohol abs. 60, Chloroform 30, Eisessig 10) übertragen war. Die Abgrenzung der verschiedenen Fixirungszonen ist aus der Skizze ersichtlich.

**Fig. 2.** Stärker vergrößerte Partie des Vorderhorns nebst vorgelagertem Vorderstrang, welche auf Fig. 1 als kleines, dunkles schraffirtes Feld eingezeichnet ist. Die links von der Linie *y* gelegenen grossen Zellen sind durch den Laugenalkohol vollständig von den Nissl-Körpern befreit worden, die Zellen am weitesten rechts dagegen zeigen diese Stoffe in charakteristischer Gruppierung, weil sie durch den allein hier gewirkten Säurealkohol ausgefällt sind. Zwischen beiden liegt die intermediäre Zone, welche die gemischten Fixirungswirkungen des Laugenalkohols und dann des Säurealkohols zeigt. Eine am Anfang dieser Zone gelegene Zelle *a* ist in Fig. 3 mit starker Vergrößerung (Zeiss, Apochrom. 2·0. Ap. 1·40. Oc. 6) gezeichnet.

**Fig. 3.** Die blau gefärbten Granula, welche theils in der Zelle theils im pericellulären Raum liegen, sind secundär gefällte Nissl-Körper, welche bereits zum grössten Theil durch primäre Einwirkung\* des Laugenalkohols aus dem Protoplasma der Nervenzelle ausgelöst und diffundirt sind.

**Fig. 4.** Ursprung eines Axencylinderfortsatzes von der Spinalzelle vom Hund; fixirt mit 1 Procent Sublimat in 40 Procent Aceton. Paraffinschnitt  $1\cdot5\mu$ . Erythrosin-Methylenblaudoppelfärbung, gezeichnet mit Hartnack Apochrom. 2·0. Ap. 1·35. Comp. Oc. 8. Granula der Nissl-Körper blau, Neurosomen violett, Cytospongium bezw. Axospongium roth. Die Reihenstellung der Neurosomen sowie die längliche

maschenform des Axospongium tritt am Schnitt deutlich hervor (auf der Reproduction sie zum Theil nicht gut und vollständig wiedergegeben). In den inneren Abschnitten des Ursprungshügel, welche von Nissl-Körpern bereits begrenzt sind, ist die Aenderung der Maschenform deutlich zu sehen.

**Fig. 5.** Ependymzellen aus dem Lumbalmark vom Rind. Ammonium bichrom. 1:1000. Paraffinschnitt 1.5  $\mu$ . Eisenhämatoxylinfärbung nach M. Heidenhain. Zeiss. Apochrom. 40. Ap. 1.40. Oc. 12.  $\frac{3}{4}$  verkleinert. Sehr deutliche Vacuolisierung besonders der Fortsätze, so dass eine Wabenstruktur derselben klar zu beobachten ist. Die räumliche Form der Vacuolen tritt am Schnitt deutlich hervor.

**Fig. 6.** Längsschnitt eines Axencylinders aus dem Vorderhorn vom Rind. Alkohol, Chloroform, Eisessiggemisch. Paraffinschnitt 1  $\mu$ . Undifferenzierte Eisenhämatoxylinfärbung nach M. Heidenhain. Hartnack Apochrom. 2.0. Ap. 1.35. Oc. 12. Einzelne sehr grosse Neurosomen, die deutlich mehrere Längsvacuolen trennen.

**Fig. 7.** Längsschnitt eines Axencylinders des Vorderhorns vom Rind (austretende Wurzelscheitel). Paraffinschnitt 1  $\mu$ . Erythrosin-Methylenblau. Axospongium, welches sehr eng ist und auf der Zeichnung nicht deutlich hervortritt, roth gefärbt, Neurosomen violett. Die Reihenstellung der Neurosomen, ihre wechselnde Grösse und Vertheilung tritt deutlich hervor. Hartnack Apochrom. 2.0. Ap. 1.35. Oc. 12.  $\frac{1}{2}$  verkleinert.

**Fig. 8.** Axencylinder mit Neurosomen aus der Cauda equina vom Hund. Paladium chlor. u. Eisessig. Paraffinschnitt 1.5  $\mu$ . Fuchsinfärbung. Nervenmark stark aufgebläht.

**Fig. 9.** Protoplasmafortsatz einer Vorderhornzelle aus dem Lumbalmark vom Hund. Chromsäure 1:2000. Paraffinschnitt 1.5  $\mu$ . Erythrosin-Methylenblau. Hartnack Apochrom. 2.0. Ap. 1.35. Oc. 8. Ansetzende Axencylinderendflächen. Nissl-Körper blau. Grundmasse roth bezw. violett. Neurosomen durch Differenzierung entfarbt. Der links angeheftete Endfuss eines Axencylinders zeigt am Schnitt deutlichen Uebergang seines Axospongiums in das Protoplasma des Dendriten.

**Fig. 10.** Von einer Vorderhornzelle aus dem Lumbalmark vom Rind ent springender Axencylinderfortsatz. Amm. bichrom. 1:1000. Paraffinschnitt 1.5  $\mu$ . Erythrosin-Methylenblau. Nissl-Körper blau gefärbt; sie erscheinen am Schnitt sehr vacuolisirt, was in der Reproduction nicht zum Ausdruck kommt. Grundmasse roth gefärbt und sehr grob und deutlich vacuolisirt. Neurosomen entfarbt. Siehe hierzu auch Fig. 10, Taf. XI. An beiden Schnitten ist die geschlossene Form der Längsvacuolen des Axospongium vielfach deutlich zu beobachten.

**Fig. 11.** Aus dem Trapezkern eines erwachsenen Kaninchens (Nr. IV). Pikrinschwefelsäure. Paraffinschnitt 5  $\mu$ . Erythrosin-Methylenblau. Zeiss, Apochrom. 2.0. Ap. 1.40. Oc. 6. Von den Endästen einer starken Endfaser umspinnene Trapezkernzelle. Die Axencylinderauflösung, welche also hier schon in einiger Entfernung von der Zelle erfolgt, ist deutlich am Schnitt zu beobachten, sowie die dichte Granulierung der Endfaser und ihrer Endäste. Nissl-Körper blau.

**Fig. 12.** Leib einer Purkinje'schen Zelle vom erwachsenen Menschen. Sublimatmethode nach Golgi. Paraffinschnitt 10  $\mu$ . Leitz 7. Oc. 8. Schwache Erythrosinfärbung. Die pericellulären Axencylinderendzweige sind durch Sublimat schwarz gefärbt.

**Fig. 13.** Glomerulus olfactorius vom erwachsenen Kaninchen. Chromosmium und Fuchsinfärbung nach Altmann. Mildere Differenzirung. Paraffinschnitt 1·5  $\mu$ . Hartnack Apochrom. 2·0. Ap. 1·35. Oc. 6. Deutlicher Unterschied im Reichthum an Neurosomen zwischen den Endästen der Dendriten der Mitralzellen und denen der Nervi olfactorii. Die mittlere Partie des Glomerulus ist nicht ausgezeichnet worden.

### Taf. X.

**Fig. 1.** Grosse Zelle aus dem Deiter'schen Kern vom erwachsenen Kaninchen (Nr. III), das mit Chloroform getötet wurde. Pikrinschwefelsäure. Paraffinschnitt 1  $\mu$ . Färbung mit Erythrosin-Methylenblau. Hartnack Apochrom. 2·0. Ap. 1·35. Oc. 8. Nissl-Körper blau, Cytospongium blassroth, Axospongium der Axencylinderendflächen, welche die ganze Zelle und zwei abgehende Dendriten umfassen, intensiver roth, Neurosomen violett. Die Maschung des Axospongium ist in der Reproduction zu deutlich ausgefallen. Am oberen sowie am rechten Rand der Zelle sind mehrere Concrescenzstellen deutlich und mit Sicherheit zu beobachten gewesen. An der Abgangsstelle des linken oberen Dendriten ist die Längsstreckung der Maschen zu beobachten; der untere Protoplasmafortsatz selber zeigt ein deutlich längsvacuolisirtes Protoplasma von enger Maschengrösse. Die Färbungsunterschiede zwischen ihm und dem angelagerten Axospongium endender Axencylinder treten scharf hervor.

**Fig. 2.** Grosse Zelle aus dem sensiblen Trigeminskern vom erwachsenen Kaninchen (Nr. IV). Tödtung mit Chloroform. Pikrinschwefelsäure. Paraffinschnitt 1·5  $\mu$ . Färbung mit Erythrosin-Methylenblau. Gleiche Verhältnisse wie bei Fig. 1.

**Fig. 3 u. 4.** Trapezkernzellen aus dem medianen Abschnitt des Trapezkerns vom erwachsenen Kaninchen (Nr. IV). Tödtung mit Chloroform. Alkohol-Chloroform-eisessiggemisch von v. Gehuchten. Paraffinschnitt 1·5  $\mu$ . Erythrosin-Methylenblau. Zeiss, Apochrom. 2·0. Ap. 1·40. Oc. 12.

Die „passirenden Axencylinder“ sehr dicht, die „Endfasern“ dagegen aufgelockert. Neurosomen violett, Nissl-Körper blau. Der untere Rand der von Axencylinderendflächen eingehüllten Trapezkernzelle der Fig. 3 zeigt deutlich engste Verbindung zwischen Axencylinderprotoplasma und Grundmasse des Zelleibes, insofern hier dieselbe Plasmaschicht beiden gemeinsam ist. Nach rechts zu ist das Cytospongium durch gröbere Vacuolenbildung weitmaschig geworden, wodurch die Axencylinderendfläche selbstständiger und abgedrängt von der übrigen Zellmasse erscheint, was auch am linken Rand der Trapezkernzelle in Fig. 4 sichtbar ist. Der rechte Rand dieser Zelle zeigt wiederum wie vollständig unscharf das membranlose Zellprotoplasma der einhüllenden Axencylinderendfläche gegenüber aufhört, so dass eine scharfe Grenze unmöglich zu ziehen ist, und wie nahe das endende lockere Axencylinderprotoplasma der Bildungsstelle der Nissl-Körper kommt.

**Fig. 5.** Axencylinder (quer und längs) aus einem Ganglion spinale der Lumbalgegend vom erwachsenen Hund. Sublimat 1 Procent in 40 Procent Aceton. Paraffinschnitt 1·5  $\mu$ . Erythrosin-Methylenblau. Hartnack, Apochrom. 2·0. Ap. 1·35. Oc. 8.

linie“ in ganzer Ausdehnung sichtbar. Tödtung des Thieres mit Chloroform. Alkohol-Chloroformeisessigmisch von v. Gehuchten. Paraffinschnitt 3  $\mu$ . Erythrosin-Methylenblau. Hartnack, Apochrom. 2·0. Ap. 1·35. Oc. 6.

Fig. 7. Grosse Zelle aus dem mittleren Lateralkern der *Formatio reticularis* vom erwachsenen Kaninchen (Nr. IV). Tödtung des Thieres mit Chloroform. Alkohol-Chloroformeisessig. Paraffinschnitt 2  $\mu$ . Erythrosin-Methylenblau. Hartnack, Apochrom. 2·0. Ap. 1·35. Oc. 8. Neurosomen violett bis roth, Cytospongium durch geeignete Differenzirung entfärbt, Nissl-Körper blau. Der Ursprung des Axencylinderfortsatzes ist angeschnitten und zeigt vorzüglich die convergente Reihenstellung der Neurosomen, die hier ausserordentlich zahlreich zusammengedrängt sind. Eingehüllt ist derselbe wie auch die Zelle selber und zwei abgehende Dendriten von feinen dicht granulirten Axencylinderfäserchen, welche zu einem dünnen Saam mehr oder weniger eng gefügt sind. Der Unterschied zwischen endenden und passirenden Axencyclindern tritt hier sehr schön hervor.

#### Taf. XI.

Figg. 1—3, 5 u. 6. Spinalzellen vom erwachsenen Kaninchen. Chromosmium nach Altmann; Säurefuchsin und milde Pikrinsäurealkoholdifferenzirung. Paraffinschnitt 1·5  $\mu$ . Neurosomen roth gefärbt. Zeiss, Apochrom. 2·0. Ap. 1·40. Oc. 8.  $\frac{3}{4}$  verkleinert. Figg. 1 und 6 wahrscheinlich kleinschollige Formen der Nissl-Körper, Neurosomen in Haufen. Fig. 2 wahrscheinlich grobschollige Form der Nissl-Körper, die hier noch sichtbar geworden sind und als gelbliche gekörnte Haufen erscheinen. Neurosomen in Reihen und Zügen; rechts ist der Ursprungshügel des Axencylinderfortsatzes flach angeschnitten worden. Fig. 3. Neurosomenarme Form. Fig. 5. Ringformen der Neurosomen, von denen einige bereits entfärbt sind.

Fig. 4. Purkinje'sche Zelle vom erwachsenen Kaninchen. Tödtung mit Chloroform. Alkohol-Chloroformeisessig. Paraffinschnitt 1·5  $\mu$ . Erythrosin-Methylenblau. Nissl-Körper blau, Neurosomen roth bezw. violett. Ein Theil des Cytospongium des Zelleibes entfärbt. Entspringender Axencylinderfortsatz; der Zelleib verjüngt sich entgegengesetzt zu einem Stammdendriten. Die korbartig die Zelle einhüllenden und besonders der Körnerzone zu dicht zusammengedrängten Axencylinderendfäserchen erscheinen deutlich sehr neurosomenreich. Einige von ihnen treten an der unteren Fläche der Zelle in Concrescenz zum Zellprotoplasma.

Figg. 7—9. Purkinje'sche Zellen vom erwachsenen Kaninchen. Chromosmium nach Altmann und Säurefuchsin. Je zwei nebeneinander liegende Zellen gezeichnet, gleiche Vergrößerung wie vorher. In Fig. 9 ist die pericelluläre Axencylinderendfläche nicht gezeichnet worden. In Fig. 7 sind ausserdem einige Axencyclinder der Kletterfasern und der Korbzellen gezeichnet, welche ebenso wie diejenigen des pericellulären Faserkorbes als Stränge und Haufen von dicht gedrängten Granula erscheinen.

Fig. 9 zeigt ausserdem zwei differente Formen der Zelle. Die obere zeigt fehlende

**Fig. 10.** Vorderhornzelle aus dem Lumbalmark vom Rind mit entspringendem Axencylinderfortsatz. Ammonium bichrom. 1:1000. Paraffinschnitt 1  $\mu$ . Erythrosin-Methylenblau. Siehe Erklärung zu Fig. 10 auf Taf. IX.

**Fig. 11.** Cajal'sche Moosfasern der Körnerschicht vom erwachsenen Kaninchen, aus mehreren Schnitten nebeneinander gezeichnet. Chromosmium nach Altmann. Färbung mit Neutralblau. Hartnack, Apochrom. 2·0. Ap. 1·35. Oc. 8.  $\frac{3}{4}$  verkleinert.

**Fig. 12.** Längsschnitt aus einem Spinalganglion vom erwachsenen Hund. Altmann'sche Methode; wenig intensive Entfärbung. Paraffinschnitt 1·5  $\mu$ . Neurosomen fast ausschliesslich in Ringform; ausserdem sind noch theilweise die dichteren Längzüge des Axospongium blasseroth gefärbt geblieben. Nervenmark ebenfalls nicht vollständig durch Differenzirung entfärbt.

## Taf. XII.

**Fig. 1.** Purkinje'sche Zelle vom erwachsenen Menschen. Sublimatmethode nach Golgi. Zelle und pericellulärer Faserkorb sind zusammen imprägnirt worden.

**Fig. 9.** Aus demselben Praeparat. Die pericellulären Axencylinderfasern erscheinen als selbständige freie Endverzweigungen.

**Fig. 2.** Trapezkernzelle aus dem medialen Abschnitt des Trapezkerns von einem reifen Katzenfetus. Alkohol-Chloroformeisessig. Undifferenzirte Eisenhämatoxylinfärbung nach M. Heidenhain. Zeiss, Apochrom. 2·0. Ap. 1·40. Oc. 8. Entspringender und endender Axencylinder sind zugleich angeschnitten.

**Fig. 3.** Cajal'sche Moosfasern der Körnerschicht des Kleinhirns vom erwachsenen Hund. Sublimatmethode nach Golgi. Leitz 7. Oc. 1.  $\frac{1}{2}$  verkleinert. Vergleiche hierzu Fig. 11, Taf. XI.

**Fig. 4.** Trapezkernzellen vom erwachsenen Kaninchen (Nr. I). Alkohol 96 Proc. Schwache Vergrösserung. Eisenhämatoxylinfärbung. Verschiedene Formen intracellulärer Fasern. Die in die Zelle links unten eindringende Faser ist mit Sicherheit ein Axencylinder.

**Fig. 5.** Purkinje'sche Zelle vom erwachsenen Menschen. Sublimatmethode nach Golgi. Zusammen mit der Zelle und deren Verzweigungen ist eine an einem Stammendriten endende Faser (links mit starker Vergrösserung gezeichnet) imprägnirt worden.

**Fig. 6.** Trapezkernzelle mit Endfaser vom 4 Wochen alten Hund. Alkohol-Chloroformeisessig. Paraffinschnitt 5  $\mu$ . Eisenhämatoxylinfärbung. Zeiss, Apochrom. 2·0. Ap. 1·40. Oc. 8.

**Fig. 8.** Von demselben Object stammender 1·5  $\mu$  starker Paraffinschnitt. Eisenhämatoxylinfärbung. Zwischen dem Axencylinderendprotoplasma welches dunkler tingirt ist und dem Zellprotoplasma der Trapezkernzelle ist keine Grenzlinie mehr nachweisbar (siehe hierzu Fig. 6 auf Taf. X vom 9 Tage alten Hund).

**Fig. 7.** Trapezkernzelle vom erwachsenen Kaninchen (Nr. I). Alkohol 60 Proc. Paraffinschnitt 3  $\mu$ . Eisenhämatoxylinfärbung. Zeiss, Apochrom. 2·0. Ap. 1·40. Oc. 12. Entspringender Axencylinderfortsatz und Endfaseräste, von denen einige oberflächlich mit dem Zellprotoplasma verschmolzen erscheinen.

## Entwicklung und Bau der Bursae mucosae.

Von

Paul Dömény.

(Aus dem I. anatomischen Institut der k. k. Universität zu Wien.)

(Hierzu Taf. XIII u. XIV.)

Im Auftrage meines Lehrers, des Hrn. Prof. Zuckerkandl, ging ich an die Aufgabe, Entwicklung und Bau der Bursae mucosae, sowohl der oberflächlichen, als auch der tiefliegenden, zu studiren.

Bevor ich an die Beschreibung eigener Untersuchungen und deren Resultate gehe, will ich die Ansichten und Meinungen anderer Autoren über denselben Gegenstand vorbringen.

Nach W. Gruber entdeckte Peter Camper im Jahre 1780 die Bursa mucosa olecrani subcutanea. Er citirt auch die betreffende Stelle: „Quemadmodum ubique ex naturae summa providentia mobilitati partium corporis nostri marsupio quodam cavo cellulari prospectum est, sic eius exempla sub cute olecrani et genu et sub musculis variis in locis observamus.“ Der Angabe der Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, dass Béclard der Entdecker derselben sei, ist demnach kein Vertrauen zu schenken. Béclard ist aber der erste Anatom, welcher diese Bursae genauer untersuchte und die Resultate in seiner Anatomie générale veröffentlichte. Er stellt die Schleimbeutel hin als Uebergangsformen der einfachen Bindegewebslücke zur serösen Höhle, eine Auffassung, welche wir späterhin bei His wiederfinden. In Bezug auf ihre Entwicklung giebt Béclard an, dass dieselben im achten Monate des intrauterinen Lebens auftreten, und beim Neugeborenen voll entwickelt sind. Sie enthalten in dieser Zeit eine Menge von Bindegewebsbalken und eine helle, klebrige Flüssigkeit. Nach Béclard, dessen Anatomie générale 1823 erschien, bearbeitete Schreger 1825 in

einem grösseren Werke die *Bursae mucosae subcutaneae*. Diese Untersuchung war mir leider nicht zugänglich; doch entnehme ich aus dem Buche von Luschka, dass er eine unglaubliche Menge von Schleimbeuteln auf fand und beschrieb, von denen sicher der grösste Theil Artefacte waren. Kölliker beschreibt 1850 in seiner mikroskopischen Anatomie die *Bursae* als aus gewöhnlichem Bindegewebe bestehende Säcke, welche eine Flüssigkeit einschliessen. Gleichzeitig entdeckte Luschka die *Bursa mucosa praepatellaris profunda*, welche ihm weit mehr zu sein scheint als eine blosse Bindegewebslücke; denn: „Das Vorhandensein eines sehr vollständigen Epithelüberzuges dürfte ein stringenter Beweis sein, dass man es nicht mit einer blossen Zellstofflücke, sondern mit einem specifischen Secretionsgebilde zu thun habe.“ In der 1851 erschienenen Abhandlung über die serösen Häute stellt er die *Bursae* als typische seröse Säcke hin, obwohl er oft kein Epithel vorfinden konnte. Den Mangel eines Epithels erklärt er in solchen Fällen für ein pathologisches Vorkommniss, beruhend auf einem Entzündungsprocess. Luschka beruft sich, was das Epithel anlangt, auf Brinton und Kölliker. In der That bildet Brinton in der *Cyclopedia of Anatomy and Physiology* das Endothel der *Bursa* einer Katze ab; doch ein Blick auf die höchst skizzenhaft gehaltene Zeichnung belehrt, was man von derselben zu halten hat. Wir sehen einige platte Bindegewebskerne auf den stark gequollenen Fasern liegen. Kölliker aber setzt an den Schluss des Paragraphen, der über die *Bursae mucosae* handelt, die Worte: „... Das Wahre an der Sache ist das, dass nur die wenigsten dieser Räume von einer zusammenhängenden Membran überzogen sind, die meisten an vielen Stellen einer solchen entbehren. ... Demgemäss bedarf hier, wie an so vielen anderen Orten, die alte Lehre von dem Vorkommen zusammenhängender seröser Säcke einer gründlichen Verbesserung.“ Dieselben Worte aber wiederholt er auch 1889, in der letzten Auflage seines Handbuches der Gewebelehre! In seinen „Häuten und Höhlen des Körpers“ beschreibt His 1865 den Bildungsvorgang der in Rede stehenden Gebilde in folgender Weise: „... Man kann hiernach kaum zweifeln, dass die Höhlenbildung zunächst mit der Auflockerung des Gewebes sich eingeleitet hat, auf diese folgt die mechanische Zerreissung, sodann der Erguss von Transsudat in die Höhle — — — und die Beimengung von Producten des aufgelösten Gewebes in Form von Schleimstoff u. s. w. Später kann sich dann die Wand der Höhle glätten und selbst ihre oberflächlichen Zellen zu einer Art von Plattenendothel umwandeln.“ Die 1857 und späterhin 1866 erschienenen Monographien von Gruber befassen sich nur mit der makroskopischen Anatomie dieser Gebilde und geben sehr werthvolle statistische Angaben. W. Gruber hat *Bursae mucosae subcutaneae* nur einmal bei einem Kinde unter 10 Jahren gefunden; daher ist dieser Autor der An-

ht, dass diese Gebilde verhältnissmässig spät angelegt werden, in der Mehrzahl der Fälle erst beim Erwachsenen. Auch Heinecke schliesst sich in der 1868 erschienenen „Anatomie und Pathologie der Schleimbeutel und Sehnenscheiden“ dieser Ansicht an, jedoch mit der Modifikation, dass die tiefen Bursæ mucosæ, besonders jene, welche mit den Gelenken communiciren, ursprünglich angelegte Gebilde sind, indem sie schon beim Embryo vorkommen, während die hochliegenden, besonders die subcutanen, erst im Laufe der Zeit erworben werden. Aus der Verschiedenheit der Entstehungsarten erkläre sich auch die Verschiedenheit der Textur: die grössere oder geringere Resistenz der Wände, das häufigere oder seltenere Vorkommen eines Endothels oder sonstigen zelligen Belags im Cavum der Bursa. Albert erwähnt in Stricker's Gewebelehre 1872 eigene Untersuchungen über die Structur der Bursæ mucosæ, welche er bei Gelegenheit des Studiums der Synovialhäute anstellte. Er schreibt denselben eine ähnliche Structur zu, wie sie von Recklinghausen an der Sehnenoberfläche beschrieb. Erst Eduard Retterer war es vorbehalten 1895 in den Comptes rendus de la société de biologie in Form eines kurzen Referates auf Grund der modernen Mikrotechnik Neues über die Entwicklung der Bursæ mucosæ und vaginae tendinum mitzutheilen. Nach Abschluss der vorliegenden Arbeit erschien das Mai-Juni-Heft des „Journal de l'anatomie et de la physiologie“. In demselben veröffentlichte Retterer eine Untersuchung: Sur le developpement morphologique et histologique des bourses muqueuses et des cavités péri-tendineuses“. Ihre Resultate stimmen im Wesentlichen damit überein, was der Autor 1895 vor der Société de biologie berichtete. Auf die genaueren Details, die Retterer über die Entwicklung des Bindegewebes bringt, kann ich hier nicht eingehen und will nur das speciell unser Thema Berührende erwähnen: Er unterscheidet 5 Stadien der Entwicklung, welche ich allerdings beim Menschen nur in ihren Hauptzügen verfolgen konnte. Retterer arbeitete am Kaninchen, wo er viel vollständigere Reihen von Föten erhielt. Diese Stadien sind:

1. Primordiales Gewebe (aus Rundzellen bestehend);
2. Einlagerung von Fibrillen in die Grundsubstanz;
3. Im Stadium 2 treten rege Mitosen auf, die Zellen senden Fortsätze aus, welche ein Netz bilden;
4. Die in den Maschen liegenden Zellen verschwinden;
5. Die das Netz bildenden Fasern verschwinden und es bleibt ein Hohlraum zurück.

Die periphersten Zellen glätten sich und bilden Endothelzellen an den Wänden der Bursa. Er erkannte die Unzulänglichkeit des zuerst von Velpeau gegebenen mechanischen Erklärungsversuches der Entstehung der



Schleimbeutel, welchen Umstand übrigens schon His richtig angedeutet hatte, indem er aus theoretischen Gründen folgerte, dass der primäre Vorgang die Auflockerung des Gewebes sei. Retterer führt als Hauptgrund gegen die mechanische Entstehungsweise an, dass zu der Zeit, wo Schleimbeutel und Sehnenscheiden schon deutlich in lebhafter Entwicklung begriffen sind, die Trennung der Gelenkenden der Knochen noch kaum angedeutet ist, so dass von Bewegungen keine Rede sein kann. Was nun die Art der Ausbildung der Cavität betrifft, so stellt er aus seinen Untersuchungen am Kaninchen folgendes fest: „Schleimbeutel und Sehnenscheiden machen die gleiche Entwicklung durch. Verfolgt man die Entwicklung dieses Gewebes an älteren Embryonen, so bemerkt man, dass die enggedrängten, bindegewebigen Elemente der Sehnen, der Bänder und der Schleimscheiden sich eifrig weiter und weiter theilen und dadurch Generationen junger Zellen erzeugen, welche ihre verlängerte Form beibehalten und, indem sie sich längs der Bindegewebsfibrillen weiter entwickeln, das fibröse oder sehnige Gewebe aus sich entstehen lassen. Völlig davon verschieden ist der Entwicklungsgang des embryonalen Bindegewebes, welches den Zwischenraum zwischen Sehne und faserknorpeliger Sehnenrolle (an der Hinterseite des Calcaneus) ausfüllt. Die Zellen dieses Zwischengewebes, welche Anfangs rund waren, hören früh auf, sich zu theilen, sie vergrößern im Gegentheil ihr Volumen, werden polygonal, dann spindel- und sternförmig. Ihre Verlängerungen anastomosiren mit einander. Dadurch bildet sich ein Netz, in dessen Maschen sich eine schleimige Substanz ansammelt. Im Maasse als dies zunimmt, gehen die Zellen ein und verschwinden, jene Punkte ausgenommen, wo Nerven und Gefässe sich zu den Sehnen begeben. An diesen Orten entwickelt das embryonale Bindegewebe gewöhnliches Bindegewebe und bildet die Sehnenmesenterien. Ueberall sonst endet die schleimige Umwandlung des Zwischengewebes und in ihrem Gefolge die Einschmelzung der Zellen mit der Entstehung der Synovialhöhle.“ Diese Vorgänge studirte Retterer an dem Schleimbeutel, welcher zwischen Calcaneus und Achillessehne des Kaninchens gelegen ist, wobei er sich der Duval'schen Collodiummethode bediente. Dies hebt er besonders hervor, da nach seiner Ansicht diese Verhältnisse allen früheren Autoren deshalb entgingen, weil nur die Methode des „collodionage des surfaces“ geeignet sei, so zartes Gewebe in Schnitten zur Anschauung zu bringen. Aehnliche Vorgänge beschreibt His in der bereits mehrfach citirten Abhandlung über die Häute und Höhlen des Körpers: „Untersucht man“, sagt er, „das Bindegewebe in der Umgebung einer Schleimscheide oder eines Schleimbeutels, so fällt es oft schon äusserlich durch ein eigenthümlich gequollenes, gallertartiges Aussehen auf, unter dem Mikroskop erweist sich, dass in ihm die oben beschriebene Schleimsubstanz in relativ sehr beträchtlicher Menge ver-

en ist und zwar tritt je nach Umständen der Zellenreichthum der Substanz bald mehr, bald minder in den Vordergrund.“

Bei den nun folgenden Untersuchungen wird es sich zeigen, inwieweit die Ansichten alle zu bestätigen und inwieweit sie neugewonnenen Anschauungen unterzuordnen sind.

Da von vornherein die Existenz von Schleimbeuteln oder deren Anlagen nur bei älteren Embryonen zu erwarten war, so wurde die Untersuchung an solchen begonnen. Mit einem 6 Monate alten, wohl conservirten Fetus wurde der Anfang gemacht. Es sei hier bemerkt, dass die verschiedensten Methoden, wie sie uns die moderne histologische Technik an die Hand giebt, angewandt wurden. Alle gaben brauchbare Resultate, wenn dieselben nur strenge nach Vorschrift und Zweckmässigkeit gebraucht wurden. An dem erwähnten Embryo wurden subcutane Bursae nicht gefunden. An ihrer Stelle befindet sich ein lockeres, von spindelförmigen Zellen durchsetztes Bindegewebe. Doch sind in der Haut des Embryos schon bei schwacher Vergrösserung zwei Schichten deutlich zu unterscheiden. Ein hochliegendes Stratum, welches dicht, ein tiefliegendes, welches lockerer ist. In diesem lockeren Stratum entwickeln sich die Bursae, in dem dichteren alle übrigen Elemente der Haut, wie Haarbälge, Drüsen u. s. w. In einer älteren, ungefähr 7 Monate alten Frucht, ist das Unterhautzellgewebe in der Umgebung des Olecranon von ganz anderem Charakter. Die übrigen Elemente sind bei Weitem nicht so dicht angeordnet und durch zahlreiche faserige Ausläufer mit einander verbunden. Die Bursa olecrani subcutanea bildet sich in der That sehr spät; denn selbst an Schnitten durch die Regio olecrani 2 Monate alter Kinder ist nicht viel davon zu sehen. Nur ein paar Bindegewebsspalten, die sich unter das Fettlager hin erstrecken, deuten dieselbe an. Es scheint, dass in vielen Fällen die Bursae erst distincter werden, wenn das Fett schwindet; bekanntlich ist am Erwachsenen die Regio olecrani und praepatellaris verhältnissmässig fettarm. Man findet in und an den Bindegewebsspalten einzelne spindelförmige Zellen, welche lange, oft den ganzen Spaltraum durchsetzende Fortsätze tragen.

An den unteren Extremitäten bilden sich die Bursae viel früher aus. Am Calcaneus und an der Patella finden sich beim Neugeborenen subcutane und subtendinöse Bursae vor, auch, soweit ich es untersuchte, an älteren Embryonen. Das Auftreten der Bursa subachillea fällt zwischen den 4. und 5. Fötalmonat, die Bursa praepatellaris subfascialis (Luschka) setzt sich gegen das Ende des Fötallebens an. Moser hat richtig geurtheilt, wenn er die letzterwähnte Bursa als die zuerst auftretende aller präpatellaren Bursae bezeichnet. Die Zeit ihres Auftretens aber hat er viel zu spät angesetzt. Mit dem Mikroskop ist sie beim Neugeborenen in der Mehrzahl der Fälle unzweifelhaft nachweisbar. Moser hat allerdings nur bis zum

4. Fötalmonat mikroskopisch untersucht, die späteren Stadien hingegen bloss mit dem Scalpell praeparirt.

Beim 4 bis 6 Monate alten Embryo zeigt sich in der Regio praepatellaris ein ähnlicher Zustand wie am Olecranon; das Unterhautzellgewebe in zwei deutlich differenzirte Schichten gegliedert, in eine dichte und eine lockere, welch letztere in älteren Stadien noch weit mehr aufgelockert wird. Wir erhalten dann Bilder, wie sie oft an Schnitten durch Patellarregionen Neugeborener und reifer Früchte zur Beobachtung kommen. Der Raum zwischen Quadricepssehne und Epidermis zerfällt in zwei deutlich geschiedene Cavitäten. Nach vorne zu liegt die Cutis mit ihren Bestandtheilen, welche in dichtes Bindegewebe eingehüllt sind. Darauf reicht ein grosser Bindegewebsspalt bis zur Quadricepssehne, welcher von 2 bis 3 grossen, zellenreichen Gewebsbalken durchsetzt ist. Diese theilen denselben in mehrere Maschenräume. Die erwähnten, grossen Bindegewebsmaschen sind von einem äusserst zierlichen Netzwerk erfüllt, welches meiner Meinung nach demselben Netzwerk analog ist, das Retterer bei Thieren dadurch zu Stande kommen lässt, dass grosse Sternzellen mit einander in Verbindung treten. Man sieht eben hier Bindegewebe im Zustand völliger Atrophie und Usur vor sich. Zwischen den einzelnen scharf begrenzten Strängen, welche von Zelle zu Zelle ziehen, sieht man feinkörnige Netze, die ohne Zweifel auf Gerinnsel zurückzuführen sind, welches aus der Zwischensubstanz zwischen den Zellausläufern stammt. Vergleichen wir das hier gegebene Bild mit dem, welches Retterer an der Bursa subachillea des Kaninchens während ihres letzten Entwicklungsstadiums beschreibt, so ergibt sich eine grosse Uebereinstimmung zwischen den beiden Erscheinungen. Im Stratum subcutaneum praepatellare kommen bekanntlich zwei Bursae zur Beobachtung, eine hoch- und eine tiefliegende. Während nun in der tiefliegenden die Spaltbildung immer mehr und mehr fortgeschritten ist, so dass wir in ihrem Cavum nur mehr spärliche Gewebsreste vorfinden, zeigt sich in der hochliegenden Bursa das Gewebe bei Weitem succulenter, dichter und zellreicher. Diese Beobachtung stimmt mit dem Umstande überein, dass die tiefliegenden Schleimbeutel die bei Weitem früher entstehenden Gebilde sind.

Von Werth ist die Uebereinstimmung der Entwicklung beider Schleimbeutelarten; sie entstehen nach demselben Typus, nach dem im Bindegewebe überhaupt Spalten entstehen. Löwe hat in den Jahren 1877 und 1878

von Interesse ist. Löwe sagt nämlich: „... Wenn in einem auf eine andere Weise zu lacunisirendem Stück Schleimgewebe, z. B. in dem Subcutangewebe zwischen der Haut und der darunter gelegenen Muskelfascie die Gewebslacunenbildung auftritt, so wird letztere nie das ganze Gewebestück einmal in senkrecht zur Haut und zur Fascienfläche gerichteten Lymphspalten durchsetzen, sondern alle neu entstehenden Gewebsspalten werden parallel den beiden Flächen adjustirt. Dabei treten nicht alle im gleichen Momente auf, sondern das erste Paar von Lacunen entsteht dicht an der Haut und dicht an der Fascie — — das zweite Paar bildet sich jederseits mehr nach außen von den beiden ersten Spalten, das dritte Paar noch mehr centralwärts u. s. w. So bleibt die Mitte des zu lacunisirenden Parenchyms am längsten compact. In den allermeisten Fällen wird sie überhaupt nicht lacunisirt.“ Aehnliche Regelmässigkeit habe ich bei den Bursis nicht beobachtet. Es ist zwar richtig, dass die einzelnen Lacunen durch compacte Zwischenbalken getrennt sind, im Verlaufe derselben ist aber kein bestimmtes Gesetz zu finden, da sie oft die Spalten quer durchsetzen, oft an einem Ende schräg zum anderen ziehen, oft nur mit einem Ende in der Wand des Spaltes haften und ihr anderes Ende in höchst charakteristischer Weise auffasern. In diesem Zustand trifft man sie selbst oft im Erwachsenen, wo sie die bekannten, ins Lumen der Bursa vorragenden Netze und Fortsätze erzeugen. Wenn man ihre Entstehungsweise kennt, so wird man in ihnen kaum etwas Besonderes erblicken oder sie, nach Luschka, den gefässführenden Synovialzotten der Gelenkmembranen gleichstellen. An einer Bursa, welche bis in die Mitte des Vorderarmes reicht und vom Olecranon an in mehrere Fächer getrennt war, fand ich viele solche Fortsätze vor, deren mikroskopische Untersuchung gleiche Structur mit in anderen Organen vorkommenden „Bindegewebsbalken“ nachwies. Von einer geordneten Entstehung der Bursae kann demnach kaum die Rede sein. Die Lacunisirung geht in der ganzen Ausdehnung des subcutanen Bindegewebes vor sich.

Gleiche Verhältnisse, wie die eben geschilderten, kamen beim Neugeborenen auch an jener Bursa zur Beobachtung, welche an der Ferse unter der Tuberositas calcanei gelegen ist. Hier beobachtete ich besonders schon jene oben erwähnten, sich auffasernden Bindegewebsbalken, die sich streckenweise ganz in ihre zelligen Elemente auflösen, wodurch offenbar ihr schliessliches Verschwinden eingeleitet wird.

Um einen directen Vergleich zwischen den Verhältnissen beim Menschen und beim Thier, wie sie von Eduard Retterer beschrieben wurden, anstellen zu können, wurde die Bursa subachillea untersucht. Diese Bursa zerfällt während ihrer Entwicklung in 2 Theile: In einen Theil, welcher an der Tiefe zwischen Achillessehne und Perichondrium, später dem Perioste,

des Calcaneus gelegen ist, und in einen Theil, der in das darüber befindliche Gewebe hineinragt. Dies sieht man nicht nur an Thieren, sondern auch an Menschen ganz deutlich. Der Theil nun, welcher tiefer nach unten zu, also näher der Insertion der Sehne an den Knochen liegt, ist bedeutend besser entwickelt als der mehr kopfwärts gelegene Theil der Bursa. Die Contouren des höher gelegenen Theiles sind im umgebenden Gewebe gewissermassen nur angedeutet. Der Umfang derselben ist mit theils runden, theils spindelförmigen Zellen erfüllt, welche durch ihre Fortsätze in äusserst lockerem Verbande mit einander stehen. An einzelnen Stellen sind dieselben aber dichter gelagert und stellen nun Zellbalken dar, welche, wenn das Zwischengewebe schwindet, in postembryonaler Zeit die bekannten, das Lumen der Bursa durchsetzenden Balken bilden können. In einem früheren, diesem unmittelbar vorhergehenden Stadium, zeigt sich der Raum zwischen Knochen und Sehne von lockerem, embryonalen Bindegewebe erfüllt. Betrachtet man solche Praeparate, z. B. Sappittalschnitte durch einen embryonalen Fuss, bei schwacher Vergrösserung, so erkennt man sofort jene Stellen, indem dieselben fast leer erscheinen, gegenüber dem Zellenreichthum des umgebenden Gewebes. Diese Verhältnisse stimmen bei den daraufhin untersuchten Thieren (Hund, Kaninchen, Ratte) und beim Menschen überein. Bei einem vorzüglich conservirten Embryo zwischen 4. bis 5. Fötalmonat, bei dem der zuerst lacunisirte Theil der Bursa subachillea bereits eine deutliche Höhle zeigt, sind von Trennungen der Knochen an den Gelenkenden kaum Spuren vorhanden. Auch die Muskeln zeigen noch ganz unentwickelten, typisch embryonalen Charakter. Bei Thieren kam dies wiederholt zur Beobachtung. Man muss also der Ansicht Retterers, dass die Bewegung nicht die nächste Ursache der Schleimbeutelentstehung sei, beipflichten; immerhin ist es denkbar, dass sie die einmal eingeleitete Bildung der Bursae mucosae fördert und unterstützt.

Die Bursae mucosae sind also als theils ursprünglich angelegte, theils als erworbene Gebilde zu betrachten. Sie treten in keiner von vornherein bestimmbar Reihenfolge auf, was uns bei der bekannten Variabilität derselben nicht wundern darf. Als leitendes Gesetz für ihr Auftreten dürfte der Satz gelten, dass sie erstens: um so früher auftreten, je tiefer sie liegen, zweitens, dass von den subcutanen zuerst die am Knie, dann die am Calcaneus, zuletzt die am Olecranon vorgefunden werden. Ein besonderer

Entdeckung an bis heute hat sich eine Wandlung der Ansichten dahin geltend gemacht, dass das Vorhandensein eines Epithels zum mindesten in Zweifel gezogen wird. Béchard sagt, dass sich die Bursae von den serösen Membranen nur durch den Mangel eines Epitheliums unterscheiden, welcher Ansicht sich auch Kölliker anschloss. His folgert aus theoretischen Gründen, dass ein Epithel vorhanden sein muss, dass sich Bindegewebsspalten im Verlauf der Entwicklung mit Endothel überziehen. Heinecke beschreibt die Wandung der Schleimbeutel als eine Serosa, der oft das Epithel fehlen könnte“. Luschka bezeichnet die Bursa praepatellaris subscapularis als ein spezifisches Secretionsgebilde, da ein sehr vollständiger Epithelüberzug vorhanden ist. Löwe stellt in seinen Bindegewebsstudien die Auskleidung mit Endothel als Regel für alle Bindegewebsspalten von grösserem Umfang hin; nach seiner Ansicht sind diese Endothelzellen nicht identisch mit den in loco vorhanden gewesenen Bindegewebszellen. Toldt schliesst sich in seiner Gewebslehre den Ansichten von His an, indem er sagt: Alle jene Räume des Körpers, welche vollkommen in sich abgeschlossen, auch in der embryonalen Anlage niemals in Communication mit der äusseren Umgebung des Individuums gewesen, sondern innerhalb einer parablastischen Anlage entstanden sind, besitzen eine dünne membranöse Auskleidung, welche durch Endothelzellen geformt wird. . . . Es gehören hierher: die sämtlichen Gelenkhöhlen, Sehnenscheiden und Schleimbeutel, die Füllräume des Centralnervensystems und endlich die gesammten Bahnen des Blut- und Lymphgefässsystems“. In der speciellen Beschreibung der Bursae heisst es: „An anderen Orten entstehen im Bindegewebe grössere oder kleinere, einfache oder mehrfächerige Räume (Burs. muc. subc.) mit ausgeglätteten, zum Teil wenigstens mit endothelialen Zellen überkleideten Wänden. Man kann sie als kolossal erweiterte Bindegewebsspalten auffassen“. Auch Rauber und Gegenbaur entwickeln in ihren Anatomieen ähnliche Ansichten.

Ohne hier Discussionen über die noch vielfach dunkle Natur der Bindegewebszelle einzuleiten, will ich nur genau beschreiben, was ich an meinen Präparaten gesehen habe. Nehmen wir z. B. ein vorzüglich conservirtes und einwandfreies Präparat der Bursa subachillea eines Säugethierembryos vor. Die Randzone zeigt bei diesem, ungefähr am Ende des Foetallebens stehendem Thiere einen grossen Reichthum an typischen Bindegewebszellen, die durch ihre Anlagerung eine Art Epithel darstellen könnten. Sehen wir aber genauer zu, so erkennen wir sowohl am Perichondrium des Calcaneus als auch noch deutlicher an der Achillessehne, dass diese Zellen durch nichts sich von dem darunter liegenden Gewebe absetzen; im ganzen übrigen Gewebe sind die Zellen ebenso angeordnet, sie liegen in Reihen, berühren

sich mit ihren Fortsätzen und streichen der Hauptrichtung der Körperbestandtheile parallel.

Am menschlichen Embryo bekommt man gleichfalls dieselben Bilder wie an Foeten des Kaninchens oder des Hundes. Es ist eigentlich ein rein zufälliger, bloss von der Schnittrichtung abhängiger Umstand, ob man Zellreihen — an der Wand der Bursa subachillea zum Beispiel — als continuirliche verfolgen kann oder nicht. In aller Strenge ist das von manchen Autoren beschriebene „Endothel“ nicht nachweisbar. Bei oberflächlich gelegenen Bursis wie bei der Bursa praepatellaris ist ebenfalls keine zellige Auskleidung der Wand vorhanden, denn die Hauptspalte des Schleimbeutels communicirt in solchem Maasse mit den umgebenden Bindegewebsmaschen dass eine eigentliche scharfe Grenzlinie überhaupt nicht auffindbar ist. Davon überzeugt uns auch die Untersuchung grösserer Bursae des Erwachsenen, so vor allem die der Bursa praepatellaris profunda (Luschka). Es gelingt niemals ein zusammenhängendes Endothel an dem rauhen, von Bindegewebsfasern gebildeten Schnitttrand zur Anschauung zu bringen. Dies darf uns um so weniger Wunder nehmen, als ja mit fortschreitendem Wachsthum der Zellenreichthum und die Succulenz des Bindegewebes stetig abnehmen. Auf einem Raum, welcher beim 3 bis 4 Monate alten Embryo Zelle an Zelle dicht gedrängt zeigt, kommen beim Erwachsenen kaum 1 Dutzend Bindegewebskörperchen. Retter giebt in seiner Arbeit nicht nur ein Verschwinden der Zellen, sondern auch eine Volumsverminderung der zurückbleibenden Zellkörper an. In der That vermindern die Zellen ihre Länge im grössten Durchmesser um nahezu 50 Procent, wie folgende Zahlen beweisen:

Object.	Grösster Durchmesser eines Bindegewebskörperchens
Embryo 3 Monate . . . . .	12 bis 15 $\mu$
„ 6 $\frac{1}{2}$ „ . . . . .	8 bis 12 $\mu$
Reifer Foetus . . . . .	5 bis 8 $\mu$
Neugeborener . . . . .	8 $\mu$
Frau mittleren Alters . . . . .	7 bis 8 $\mu$

Doch ist die Auffassung, dass ein Schleimbeutel nur eine erweiterte Bindegewebslücke sei, keine ganz richtige. Wo sich eine Bursa entwickeln soll, dort ist eben dasselbe mesodermale Gewebe vorhanden, wie an anderen

Gewebe weiter und weiter fortschreitet. Die eigentlichen Bindegewebslücken treten erst in späterer Zeit auf.

Wir müssen uns, wenn wir die geschilderten Untersuchungen zusammenfassen, der Ansicht jener Autoren anschliessen, welche die ausgebildeten Schleimbeutel als Lücken des Bindegewebes auffassen oder denselben vergleichen. Gegen die Gleichstellung dieser Gebilde mit serösen Höhlen spricht ihr Entwicklungsmodus, ihre Structur und endlich auch ihre Lage an Punkten des Körpers, welche bei weitem am öftesten unregelmässigen und heftigen Insulten ausgesetzt sind, nämlich im Unterhautzellgewebe und zwischen Periost und Sehne. Dieselben sind vielmehr anderen bindegewebigen Organen, die wir als „Scheiden“ bezeichnen, beizuordnen.

Zum Schlusse erlaube ich mir, meinem hochverehrten Lehrer, Hrn. Prof. Zuckerkandl, meinen innigsten Dank für seine Unterstützung bei der Abfassung der vorliegenden Arbeit auszusprechen.

### Litteraturverzeichnis.

1. J. Henle, *Allgemeine Anatomie*. Leipzig 1841.
2. R. Todd, *Cyclopedia of Anatomy and Physiology*. 1847–49.
3. H. Luschka, Die Bursa mucosa praepatellaris profunda in Müller's *Archiv*. 1850.
4. A. Kölliker, *Mikroskopische Anatomie*. Leipzig 1850.
5. H. Luschka, *Die Structur der serösen Häute des Menschen*. Tübingen 1851.
6. P. A. Béclard, *Elements d'anatomie générale*. 1852. III. ed.
7. W. Gruber, *Die Knieschleimbeutel*. (Bursae mucosae genuales.) Eine Monographie. Prag 1857.
8. Derselbe, Monographie der Bursae mucosae cubitales. *Memoires de l'Ac. de St. Petersb.* 1866. [VII.] t. X. p. 7.
9. W. Heinecke, *Die Anatomie und Pathologie der Schleimbeutel und Sehnen-scheiden*. Erlangen 1868.
10. E. Albert, Ueber die Structur der Synovialhäute. Stricker's *Lehre von den Geweben*. 1872.
11. L. Löwe, Zur Kenntniss des Bindegewebes. *Dies Archiv*. 1878.
12. K. Toldt, *Gewebelehre*. 1888. III. Aufl.
13. A. Kölliker, *Handbuch der Gewebelehre*. 1883. VI. Aufl.
14. E. Moser, Beitrag zur Kenntniss der Entwicklung der Knieschleimbeutel beim Menschen. *Morphologische Arbeiten* herausgegeben von G. Schwalbe. 1892.
15. E. Retterer, Sur le developpement des cavités closes tendineuses et des bourses mouqueuses. *Comptes rendus de la soc. de biol.* 1895. No. 4. p. 70–73.
16. Derselbe, Sur le developpement morphologique et histologique des bourses mouqueuses et des cavités peritendineuses. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*. Mai–Juni 1896. Nr. 3.



## Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XIII u. XIV.)

**Fig. 1.** Querschnitt durch die Regio praepatellaris eines 3 Monate alten menschlichen Embryo.

**Fig. 2.** Querschnitt durch die Regio praepatellaris eines 4 Monate alten menschlichen Embryo.

**Fig. 3.** Querschnitt durch die Regio praepatellaris eines 6 1/2 Monate alten menschlichen Embryo.

**Fig. 4.** Querschnitt durch die Regio praepatellaris einer reifen Frucht.

**Fig. 5.** Querschnitt durch die Regio praepatellaris eines Neugeborenen.

**Fig. 6.** Atrophisches lockeres Bindegewebe an Stelle der Bursa praepatellaris bei starker Vergrößerung. Aus einem Sagittalschnitte durch die Regio praepatellaris einer reifen Frucht.

**Fig. 7.** Querschnitt durch die vordere Wand der Bursa praepatellaris einer Frau mittleren Alters.

Die Figuren wurden mit Reichert Oc. II, Obj. 4b entworfen, die Details mit Reichert Oc. IV, Obj. 8a eingetragen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnung:

*e* = Epithel der Epidermis.

*c* = Corium.

*b* = Bursa.

*s* = Sehne des Quadriceps.

*p* = Patella.

*g* = Gefäss.

# Ueber die Kerne der mit den Augenbewegungen in Beziehung stehenden Nerven (des Oculomotorius, Abducens und Trochlearis) und über die Verbindung derselben unter einander.

Von

Prof. W. v. Bechterew.

Da man bei der Durchsicht der anatomischen Litteratur über die Kerne der drei Augennerven auf viele noch bei weitem nicht genügend erforschte Fragen stösst, so erscheinen meiner Meinung nach weitere Untersuchungen über diesen Gegenstand äusserst wünschenswerth.

Nachdem ich eine grosse Anzahl fötaler menschlicher Gehirne und solche von Neugeborenen, welche in eine fortlaufende Reihe von Schnitten zerlegt worden waren, untersucht hatte, gelangte ich zur Ueberzeugung, dass der N. oculomotorius eigentlich vier Kerne besitzt: zwei grössere, von welchen der eine paarig, der andere unpaar ist, und zwei kleinere oder accessorische, beide paarig.

Zu den ersteren gehört vor Allem der unter dem vorderen



Fig. 1.

- nd* = hinterer oder Hauptkern,
- ocul* = Oculomotoriuswurzeln,
- fpr* = Fasern der tiefen Vierhügelsubstanz, welche zum medianen Kern gehen,
- fle* = querdurchschnittene Fasern des hinteren Längsbündels. Fötales Gehirn, nach Weigert gefärbt.

Zusätzlich an beiden Seiten der Mittellinie befindliche, an Querschnitten

grosse, multipolare, in ein dichtes Fasernetz eingeschlossene Nervenzellen. Diesem Kerne legen sich die Fasern des hinteren Längsbündels an der äusseren, ventralen Seite unmittelbar an, dabei erscheint sogar ein Theil der grossen Kernsubstanz vom Kerne abgetheilt und nach aussen und ventralwärts vom hinteren Längsbündel liegend, so dass bei der Musterung der Querschnitte der Eindruck entsteht, als ginge das hintere Längsbündel durch die äusseren, ventralen Kernabschnitte. Zugleich berühren sich die beiden Kerne mit ihren mittleren Theilen und verschmelzen sogar bis zu einem gewissen Grade mit ihren inneren, ventralen Rändern (*nd*, Fig. 2). Im Niveau des mittleren und vorderen Drittels der Hauptkerne wird man

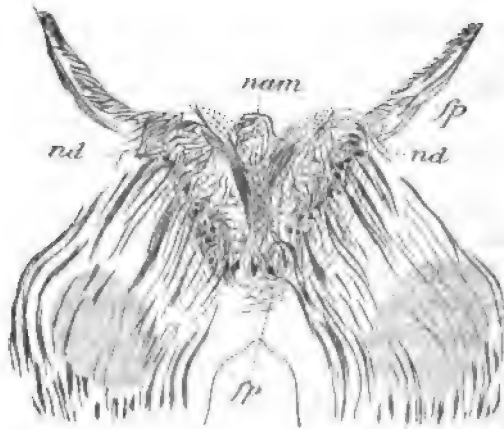


Fig. 2.

Schnitt aus dem Niveau der Oculomotoriuskerne.

*nd* = der laterale oder hintere Oculomotoriuskern,  
*nam* = der mediane Kern,

*sp* = Bündel der tiefen Hirnsubstanz des Vierhügels, welches zu den Oculomotoriuskernen geht.

noch eines besonderen, grosse Nervenzellen beherbergenden, unpaaren, medialen Kernes gewahr. Derselbe liegt an der Mittellinie zwischen den vorhergehenden Kernen und ist im Vergleich zu den letzteren viel kleiner (*nam*, Fig. 3 und *nm*, Fig. 4).

Ferner findet sich dorsal, theils aber auch dorsal und nach aussen von den Hauptkernen ein kleines paariges, wie es scheint nicht ganz von den letzteren abgesondertes Gebilde (*nad*, Fig. 2 und *na*, Fig. 3). Nach vorn

artere und später sich entwickelnde Wurzelfasern, weshalb sie auch an Gehirnen aus einer späteren Entwicklungsperiode besser hervortreten.<sup>1</sup>

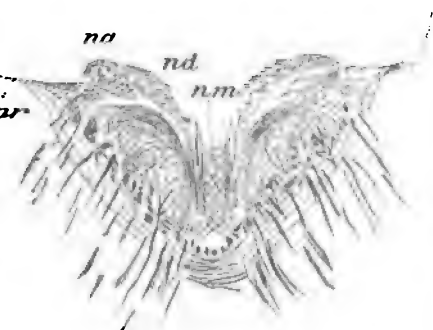


Fig. 3.

tt aus dem Niveau der Oculomotoriuskerne.

- = hinterer oder Hauptkern,
- = der mediane Kern,
- = der nach hinten und theilweise nach aussen vom Hauptkern des N. oculomotorius befindliche accessorische Kern,
- = das theils zum accessorischen Kerne gehende Bündel d. tiefen Hirnsubstanz d. Vierhügels.



Fig. 4.

Schnitt aus dem Niveau der Oculomotoriuskerne.

- nd = der laterale oder hintere Kern,
- nm = der mediane oder innere Kern,
- fp = das zu den Oculomotoriuskernen ziehende Bündel der tiefen Hirnsubstanz des Vierhügels.

Etwas nach vorn, nach aussen und dorsalwärts vom Hauptkern, in einiger Entfernung von demselben stossen wir noch auf ein mässig grosses, am Seitenrande der centralen grauen Substanz befindliches Gebilde (*nep* Figg. 5 und 6). Dasselbe ist von L. Darkschewitsch als oberer Oculomotoriuskern angesehen worden, thatsächlich steht es

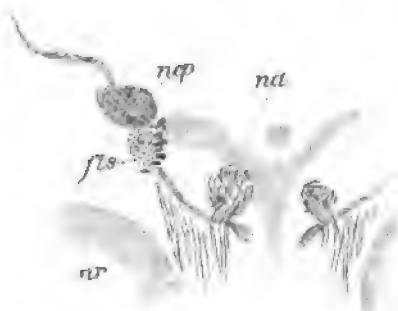


Fig. 5.

Ein Theil eines Schnittes aus dem Gehirn eines Neugeborenen durch das Niveau der rothen Kerne vor dem Hauptkern des Oculomotorius.

<sup>1</sup> Es muss bemerkt werden, dass der am meisten dorsal gelegene Theil des vorderen Hauptkernabschnittes stellenweise gleichsam von der übrigen Masse des Hauptkernes abgesondert erscheint, ohne übrigens ein selbstständiges Gebilde zu repräsentiren (vergl. Fig. 4).

- ar = rother Kern,
- nep = der Kern der hinteren Commissur,
- na' = der vordere innere accessorische Oculomotoriuskern,
- fls = die Endigung des hinteren Längsbündels.

aber in gar keiner Beziehung zu den Wurzeln dieses Nerven, in welcher Hinsicht ich vollkommen mit Köl liker und den neuesten Untersuchungen Bernheimer's einverstanden bin. Dieser Kern gehört zweifellos dem ventralen Abschnitt der hinteren Commissur an, welcher, wie ich es zuerst gezeigt habe, sich schon in sehr frühem Alter entwickelt und schon bei 28 cm langen Früchten, mithin also viel früher als der dorsale Abschnitt der hinteren Commissur markhaltig erscheint.<sup>1</sup>

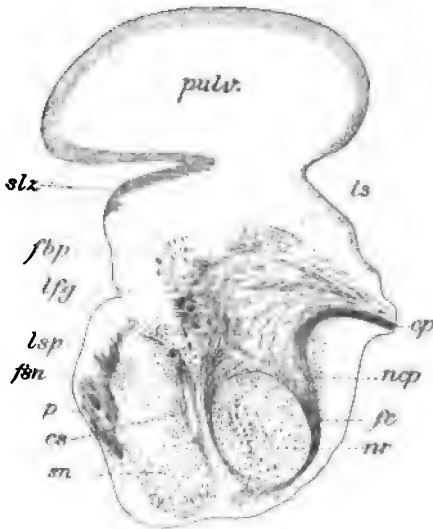


Fig. 6.

Schnitt aus dem Gehirn eines einige Wochen alten Kindes aus dem Niveau des rothen Kernes.

- pulv* = Pulvinar thalami,  
*slz* = Str. zonale,  
*fbp* = Fasern des hinteren Armes,  
*lfg* = Fasern der Schleifenschicht, welche sich beim Uebergang in den Thalamus zu zerstreuen anfangen,  
*lsp* = Fasern der Schleifenschicht, welche in die untere Etage des Hirnschenkels übergegangen sind,  
*fen* = Fasern der Substantia nigra,  
*p* = Pyramidenbündel,  
*ca* = der untere Abschnitt des Corp. sub-thalami,  
*sn* = Substantia nigra,  
*nr* = N. ruber.

Es sei hier angeführt, dass einige Autoren, wie Westphal und Siemerling,<sup>2</sup> unter der Bezeichnung Nucl. ventralis post. nucl. oculomotorii einen grossen, polygonale Zellen enthaltenden, etwas unterhalb oder hinter dem Hauptkerne gelegenen und theils dorsal, theils innerhalb des hinteren Längsbündels befindlichen Kern beschrieben haben. Thatsächlich gehört aber dieser Kern, wie wir später sehen werden, dem N. trochlearis an und hat mit dem N. oculomotorius nichts zu thun.

Der grösste Theil der Wurzelfasern des N. oculomotorius entspringt aus den Kernen derselben Seite und zieht theils ventralwärts, theils nach aussen und ventralwärts zur Austrittsstelle aus dem Gehirn. Ein kleinerer Theil der Oculomotoriusfasern unterliegt aber der Kreuzung zwischen den dorsalen Kernen, entspringt folglich aus den

Zu den gekreuzten Fasern gehören eigentlich die hinteren Wurzelfasern des N. oculomotorius, worauf in letzterer Zeit Bernheimer die Aufmerksamkeit gelenkt hat; alle mehr nach vorn gelegenen Fasern bleiben ungekreuzt. Erstere nehmen ihren Anfang von der hinteren Hälfte des Hauptkernes, letztere von seiner vorderen Hälfte und von dem medialen und den beiden accessorischen Kernen.

Zweifellos verliert sich das hintere Längsbündel mit einem Theil seiner Fasern in den Oculomotoriuskernen, hauptsächlich im Hauptkerne und vielleicht auch in dem medialen. Die Endigung der Fasern des hinteren Längsbündels in den accessorischen Kernen erscheint mir vorläufig fraglich. Der übrige, in den Oculomotoriuskernen sich nicht verlierende Theil des hinteren Längsbündels fängt im Niveau der vorderen Abschnitte des Hauptkernes an sich allmählich in dorsolateraler Richtung vom Rande der centralen grauen Substanz abzurücken und tritt in den oben erwähnten, dem ventralen Abschnitt der hinteren Commissur angehörenden Kern ein. Somit erscheint ein Theil des hinteren Längsbündels zweifellos als eine Fortsetzung des ventralen Abschnittes der hinteren Commissur, während ein anderer Theil in engerem Verhältniss zu den Oculomotoriuskernen steht.

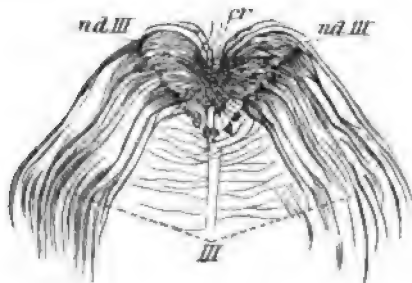


Fig. 7.

Das Praeparat stammt von einer 7 monatlichen menschlichen Frucht.

*III* = Wurzeln des N. oculomotorius,  
*nd III* = der hintere Oculomotoriuskern,  
*cr* = die Kreuzung der Wurzelfasern des Oculomotorius zwischen den hinteren Kernen. Färbung nach Weigert.

Andererseits gehen zu den Oculomotoriuskernen die Fasern des tiefen Abschnittes vom vorderen Zweihügel, welche in der Gegend der grauen Substanz des letzteren fächerförmig auseinandergehen. Der grösste Theil dieser Fasern bildet ventral von der centralen grauen Substanz die sogen. fontänenförmige Kreuzung und zieht hierauf in absteigender Richtung in den inneren Abschnitten der Vornatio reticularis zum Rückenmark hinab. Der kleinere Theil tritt zweifellos in die Oculomotoriuskerne ein. Somit erscheint der aus den Oculomotoriuskernen entspringende Theil der Fasern des hinteren Längsbündels wenigstens theilweise als die Fortsetzung des tiefen Abschnittes vom vorderen Zweihügel.

In Bezug auf die Trochleariskerne bestanden in der Litteratur bis in die späteste Zeit hinein nicht unwesentliche Widersprüche. So z. B. haben einige Autoren, u. A. auch Westphal und Siemerling, einen ziemlich

grosse Zellelemente enthaltenden, im Niveau des hinteren Zweihügels, am centralen, grauen Canal, dorsalwärts und theilweise dorsolateralwärts vom hinteren Längsbündel befindlichen Kern als den Hauptkern des N. trochlearis angesehen. Andererseits ist von Westphal die rundliche Gruppe kleiner Zellelemente, welche dem caudalen Theil des oben beschriebenen Kernes anliegt, als hinterer, kleinzelliger Trochleariskern beschrieben worden. In letzterer Zeit hat Kausch<sup>1</sup> sich gegen die Zugehörigkeit sowohl des einen wie des anderen dieser Kerne zum N. trochlearis ausgesprochen und hält den in denselben Niveaus innerhalb des hinteren Längsbündels befindlichen und von einigen Autoren als Nucl. centralis posterior n. oculo-

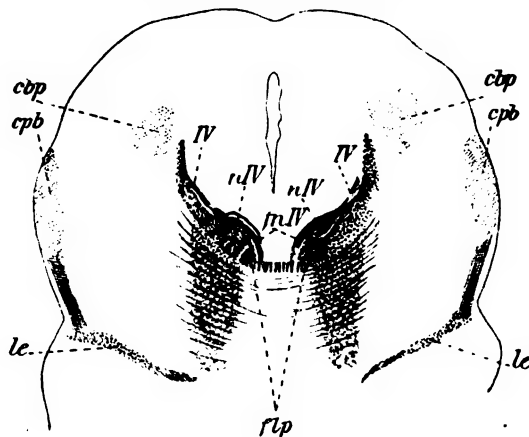


Fig. 8.

Schnitt aus dem Gehirn einer 6 monatlichen menschlichen Frucht.

- |   |   |
|---|---|
| <i>cbp</i> = der Kern des hinteren Zweihügels,  | <i>flp</i> = das hintere Längsbündel,   |
| <i>cpb</i> = Corp. parabigeminum oder Nucl. lemnisci lateralis,                                   | <i>IV</i> = Abducenswurzel,   |
| <i>le</i> = der äussere Abschnitt der Hauptschleife, welcher Fasern aus den Keilsträngen enthält, | <i>nIV</i> = Abducenskern,  |
|   | <i>fnIV</i> = aus dem Abducenskern zur Gegend des hinteren Längsbündels gehende Fasern. |

motorii (vergl. oben) bezeichneten Kern für den wirklichen Trochleariskern. Da gegen die Kausch'schen Untersuchungen Einwendungen nicht ausgeblieben sind, so erscheinen mir die auf Grund der entwicklungsgeschichtlichen Methode in dieser Beziehung gemachten Hinweise nicht bedeutungslos.

Eine genaue Entscheidung der Frage über die Zugehörigkeit des in Rede stehenden Kernes zum N. trochlearis kann an fötalen Gehirnen deshalb

centrale graue Substanz umgebenden Fasern, mit Ausnahme des hinteren Längsbündels, aber sich erst in einer späteren Altersperiode entwickeln. An der Hand entsprechenden Materials aus Menschenembryonen hatte ich die volle Möglichkeit, mich von der Zugehörigkeit des oben angegebenen, innerhalb des hinteren Längsbündels gelegenen Kernes zu den unmittelbar bis zu diesem Kerne verfolgbaren Trochleariswurzeln zu überzeugen (*nIV*, Fig. 8).

In Anbetracht dessen, dass einige Autoren die totale Kreuzung der Trochlearisfasern hinter dem hinteren Zueihügel bezweifelt haben, sei hier bemerkt, dass die entwicklungsgeschichtliche Methode auch bei der Aufklärung dieser Frage bedeutende Dienste leistet und die Existenz einer totalen Kreuzung der Trochlearisfasern ausser allem Zweifel stellt.

Der ganze intracerebrale Verlauf dieses Nerven lässt sich an fötalen Gehirnen, wo seine Fasern schon in dem Alter, in welchem die benachbarten Gehirnteile entweder noch gar keine oder nur eine geringe Menge markhaltiger Fasern aufweisen, mit Myelin umhüllt erscheinen, äusserst leicht verfolgen. An Schnitten aus solchen Gehirnen kann man sich leicht davon überzeugen, dass die Trochlearisfasern eine totale Kreuzung innerhalb des vorderen Marksegels erfahren und ungekreuzte Fasern gar nicht vorhanden sind (*IV*, Figg. 9 und 10).

Nach ihrer Kreuzung verlaufen die Trochlearisfasern eine Strecke weit in der Form von runden Bündeln nach innen von der absteigenden Tri-

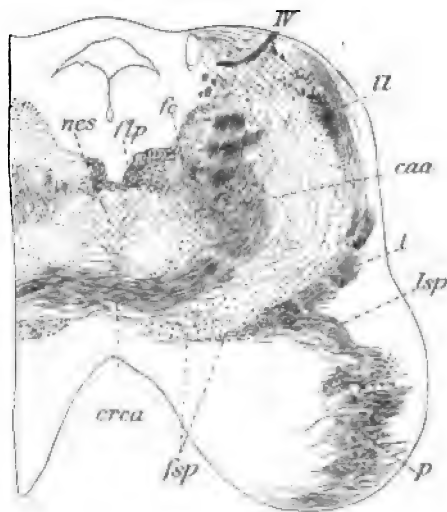


Fig. 9.

Ein schräger Schnitt durch den Hirnstamm eines einige Wochen alten Kindes. Die Schnittrichtung von oben und hinten nach vorn und unten.

*nes* = die obere Gegend des inneren centralen Kernes,

*flp* = das hintere Längsbündel,

*fc* = das centrale Haubenbündel,

*IV* = Trochleariswurzelfasern n. d. Kreuzung über der Sylvi'schen Wasserleitung,

*ll* = die laterale Schleife,

*l* = Hauptschleife,

*lsp* = Fasern der Schleifenschicht, welche in den Hirnschenkel übertreten,

*p* = Pyramidenbündel,

*fsp* = zerstreute Bündel zarter Fasern innerhalb der Schleifenschicht,

*erca* = Kreuzung der Fasern des vorderen Kleinhirnschenkels. Färbung n. Weigert.



geminuswurzel, wonach sie, nach innen und ventralwärts bogenförmig abbiegend den oben erwähnten (*nIV*, Fig. 8) derselben Seite erreichen.

Was die in den dorsalen Brückentheilen unterhalb der Umbiegungsstelle des Facialis (*nVI*, Fig. 11) gelegenen Abducenskerne anbetrifft, so kann man an fötalen Gehirnen sich davon überzeugen, dass sie von sich aus Fasern nur zu den Wurzeln der entsprechenden Seite absenden, folglich, dass eine von einigen Autoren vorausgesetzte partielle Kreuzung der

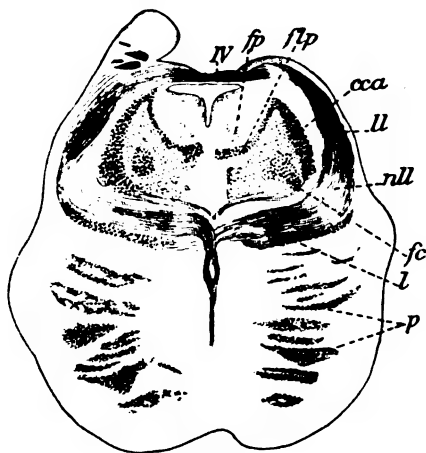


Fig. 10.

Ein Schnitt hinter dem Vierhügel aus dem Gehirn eines einige Wochen alten Kindes.

*IV* = Trochleariswurzeln, welche sich über dem Aq. Sylvii kreuzen,

*fp* = Gegend des hinteren Schütz'schen Bündels,

*flp* = das hintere Längsbündel,

*cca* = der vordere Kleinhirnschenkel,

*ll* = die laterale Schleife,

*nll* = Kern der lateralen Schleife,

*fc* = das centrale Haubenbündel,

*l* = Hauptschleife,

*p* = Pyramidenbündel.

Abducenswurzelfasern nicht vorhanden ist, was vollkommen mit den neuesten von Bergmann nach der Degenerationsmethode ausgeführten Untersuchungen übereinstimmt.

Ueber den gegenseitigen Zusammenhang der Kerne des N. abducens und des N. oculomotorius bleibt bekanntlich bisher vieles noch unaufgeklärt. Zwar haben Duval und Laborde auf das Vorhandensein von Fasern, welche unter dem Boden des 4. Ventrikels vom Abducenskerne der einen Seite zum contralateralen Oculomotoriuskerne ziehen, hingewiesen, aber ihre Angaben sind durch spätere Untersuchungen nicht bestätigt worden. Wegen der bewiesenen Kreuzung eines Theiles der Oculomotoriuswurzelfasern nahmen einige Autoren an, dass zwischen beiden Kernen eine directe Verbindung durch in dem hinteren Längsbündel verlaufende Fasern existirt.

Auf Grund meiner Untersuchungen an fötalen Gehirnen und an solchen von Neugeborenen bin ich zur Ueberzeugung gelangt, dass aus jedem Abducenskerne thatsächlich eine ziemlich beträchtliche Menge von Fasern nach innen zum hinteren Längsbündel abgeht, dasselbe durchsetzt und darauf, nachdem sie sich in der Raphe gekreuzt, das hintere Längsbündel der entgegengesetzten Seite erreicht (*fnIV*, Fig. 11). Es ist mehr als wahrscheinlich, dass eben diese Fasern zur Verbindung des Abducens-

ernes der einen Seite mit dem Oculomotoriuskern der anderen Seite enen.

Ebenso ist es an der Hand des embryologischen Materials nicht schwer ch davon zu überzeugen, dass vom Trochleariskerne ein kleines Faser- andel zur Gegend des hinteren Längsbündels derselben Seite hinzieht

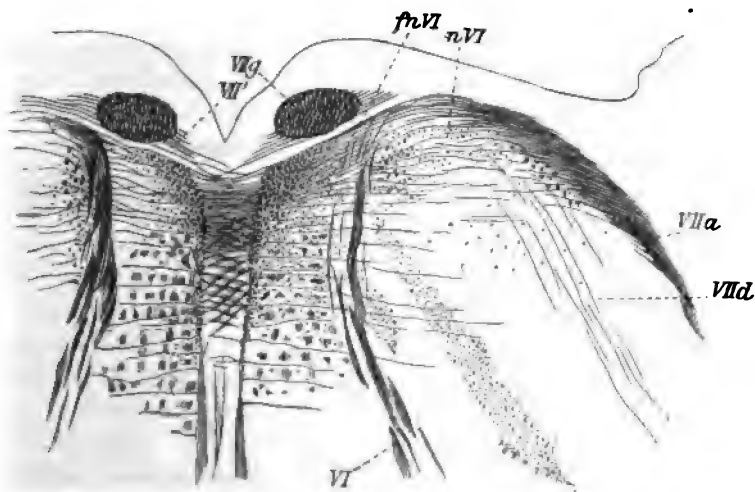


Fig. 11.

Ein Schnitt im Niveau des Abducenskernes aus einem Gehirn einer 33 mm langen menschlichen Frucht.

VIIa = aufsteigender Theil der Facialis- wurzel,

VII d = absteigender Theil der Facialis- wurzel,

VI = Kern des N. abducens,

nVI = Fasern, welche aus dem Abdu-

censkern zum hinteren contra- lateralen Längsbündel gehen,

VIIg = Knie der Facialiswurzel,

VII' = Facialisfasern, welche zur ent- gegengesetzten Seite gehen,

VI = Abducenswurzeln.

Färbung nach Weigert.

fnIV, Fig. 8). Gleich den vorhergehenden Fasern vermittelt dieses Bündel augenscheinlich ebenfalls eine associirte Thätigkeit der Augäpfel.

Endlich findet sich auch zwischen den Oculomotoriuskernen der beiden Seiten ein Associationssystem von Fasern, das zweifellos ebenfalls eine be- stimmte Bedeutung bei der gleichzeitigen Thätigkeit der Augäpfel hat.

# Ueber abnormen Tiefstand des Bauchfelles im Douglas'schen Raume beim Manne.

Von

**F. P. Traeger.**

---

(Aus der anatomischen Anstalt zu Leipzig.)

---

(Hierzu Taf. XV.)

---

Gelegentlich einer Demonstration im topographisch-anatomischen Cursus des Sommersemesters 1896 fand Hr. Prof. Spalteholz an der Leiche eines 65 jährigen, kräftig gebauten, übermittelgrossen männlichen Individuums ein bemerkenswerthes Verhalten des Bauchfells.

Der Leichnam war aus der Landesanstalt Waldheim der Anatomie zugeführt worden; als Todesursache ergab die Section Phthisis pulmonum.

Tastete man, bei erhaltenem Situs, von der vorderen Bauchwand kommend, den Peritonealüberzug der Blase ab, so gelangte man von der hinteren Wand derselben nicht wie gewöhnlich auf das Rectum, sondern der sondirende Finger drang hinter der Blase und Prostata, zwischen diesen und dem Rectum, in einen spaltförmigen Raum ein und erreichte erst an der Spitze der Prostata das blindsackförmige Ende desselben.

Es handelte sich also um einen abnormen Tiefstand des Bauchfells im Douglas'schen Raume.

Beim Eindringen in den peritonealen Spalt musste der tastende Finger einen deutlichen Widerstand überwinden, um die Wände desselben zu entfalten; ein Eingeweide wurde nicht darin gefunden, er war vollkommen leer. Auch sonst konnte keinerlei abnorme Lagerung der Viscera in der Beckenhöhle beobachtet werden.

Der Boden dieser Peritonealtasche war, wie sich beim Entgegentasten vom Perineum her zeigte, von der Haut desselben und der Analöffnung in der Mittellinie schätzungsweise 2 bis 3<sup>cm</sup> entfernt; zu beiden Seiten des Anus betrug diese Entfernung kaum 1<sup>cm</sup>.

Am Perineum wurde keine Abnormität wahrgenommen.

Bei dem hohen Interesse, das dieser Befund naturgemäss erregen musste, kam ich der Aufforderung des Hrn. Prof. Spalteholz, den Fall näher zu untersuchen, sehr gern nach.

Sah man nach Entfernung der Dünndärme in die Tiefe des Beckens hinab, so senkte sich die Höhlung desselben trichterförmig zwischen Blase und Rectum nach hinten zu ein. Nirgends zeigten sich Veränderungen an dem Peritoneum, in Sonderheit fehlte jede Spur von entzündlichen Processen. Die Blase, welche sich leicht über die Symphyse erhob, war in mässig contrahirtem Zustand in der Mitte der Beckenhöhle gelegen. In der Analportion des Rectum fanden sich einige Kothballen, seine Lage in der Beckenhöhle zeigte nichts Auffallendes.

Zur Conservirung und Fixirung wurde das Becken in Formalinlösung eingelegt. Dabei muss allerdings bemerkt werden, dass dies in Folge besonderer Umstände erst 4 bis 5 Tage nach dem Tode geschehen konnte. Es ist daher nicht unmöglich, dass in einigen Punkten geringfügige Veränderungen der Verhältnisse eingetreten sind.

Alle nun folgenden Angaben beziehen sich auf das gehärtete Praeparat.

Nachdem die Perineal-, Anal- und Steissgegend von aussen gründlich durchpraeparirt war, um die Beziehungen des Bauchfells namentlich zum Levator ani und der übrigen Beckenbodenmuskulatur klarstellen zu können, wurde das Becken in der Medianebene durchschnitten. Dann wurde eine sorgfältige Pause dieses Medianschnittes angefertigt. Taf. XV zeigt eine getreue Copie derselben, auf genau  $\frac{1}{2}$  verkleinert. Für die genauere Untersuchung der Einzelheiten wurde die linke Hälfte des Praeparates durchgearbeitet.

Bei Betrachtung des Durchschnitts fällt zunächst die merkwürdige Gestalt des knöchernen Beckens in's Auge. Der von uns als erster Kreuzbeinwirbel aufgefasste Wirbel steht zwar nur zum Theil in fester, knöcherner Verbindung mit den übrigen Kreuzbeinwirbeln, kann aber wohl nicht anders gedeutet werden. Würden wir den fraglichen Wirbel zur Lendenwirbelsäule rechnen, so ergäbe sich daraus eine ganz ungewöhnliche Stellung des Beckens, für die an der Leiche auch nicht eine Andeutung sprach. An den ersten Kreuzbeinwirbel setzt sich unter einem scharfen Knick, stark nach hinten ausladend, der zweite Kreuzbeinwirbel an, so dass ein doppeltes Promontorium zu Stande kommt, wie man es häufig am weiblichen rhachitischen Becken sieht, dessen Verhältnisse genauer studirt sind.

Die Maasse des Beckens sind folgende:

	Unser Becken	Normales männliches Becken n. W. Krause (18, S. 122)
Conjugata (anatomica) . . . . .	100 mm	108 mm
Diameter recta der Beckenweite . . .	110 „	108 „
„ „ des Beckenausgangs . . .	70 „	74 „
„ „ der Beckenenge . . .	115 „	95 „
Querdurchmesser . . . . .	180 „	128 „
II. schräger Durchmesser . . . . .	130 „	122 „

Es ist also bei unserem Becken der Eingang und Ausgang verengt, die Beckenenge und -weite vergrößert.

Die Blase, welche eine geringe Menge klaren Urins enthielt, ist mässig contrahirt und hat ungefähr die Gestalt eines Ovoids. Die innere Harnröhrenmündung findet sich etwas über der durch die Mitte der Symphyse gelegten Horizontalen, ein Verhalten, wie es beim Manne als innerhalb der Norm gilt. Die Blasenmusculatur ist gut entwickelt. Hinter der inneren Harnröhrenmündung, die 2 cm über der Beckenausgangsebene gelegen ist, springt der Wulst des Annulus urethralis vesicae (BNA) hügel förmig in das Lumen der Blase vor. Die seitliche Ausdehnung der Blase beträgt beiderseits von der Medianebene 4.5 cm, insgesamt also 9 cm.

Ein eigenthümliches Verhalten zeigt die Prostata. Derjenige Theil derselben, der unterhalb der Ductus ejaculatorii gelegen ist, ist erheblich kleiner als man ihn sonst sieht und geht allmählich und ohne scharfe Grenze in das umgebende Bindegewebe über. Der über den Duct. ejaculatorii gelegene Abschnitt des Organs ist grösser als normal.

Zur genaueren Untersuchung der Drüse wurde von der linken Hälfte derselben eine mehrere Millimeter dicke Scheibe abgetragen, in Celloidin eingebettet, in Serienschnitte zerlegt und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt: „Der oberhalb der Duct. ejaculatorii gelegene Theil der Prostata zeigte im Verhältniss zur Norm ein starkes Ueberwiegen der Muskelsubstanz; in der Gegend des Annulus urethralis vesicae war ausschliesslich glatte Musculatur vorhanden, die von dem darunter gelegenen Prostataabschnitte nicht sicher

Nach unten von der Prostata ist quer getroffen der *M. transvers. perin. prof.*; hinter diesem sieht man die Musculatur des kräftig entwickelten *M. levator ani* schräg angeschnitten.

Das Rectum ist in seinem oberen Theile contrahirt und leer. Entsprechend der Steissbeinspitze springt die untere *Plica transversalis recti* (Kohlrausch-Otis) deutlich hervor; und es berühren sich dort die vordere und hintere Wand des Rectum. Beachtenswerth ist die starke Einschnürung an dieser Stelle, die zum Theil durch die Peritonealausstülpung, zum Theil durch die Kürze der Beckenausgangsaxe bedingt scheint. Die Analportion des Rectum ist entsprechend dem Füllungszustande, der sich vorfand, ausgedehnt und buchtet sich unterhalb der Einschnürungsstelle stark nach hinten zu aus.

Das interessanteste Verhalten zeigt jedoch das Peritoneum. Dasselbe steigt taschenförmig von der hinteren Fläche der Blase und der Vorderfläche des Rectum zwischen diesem und der Prostata nach abwärts und schlägt sich in einer Höhe von  $2\frac{1}{2}$  cm über dem vorderen Umfange der Analöffnung blindsackförmig um.

Die Tasche weist am gehärteten Praeparate ein weit klaffendes Lumen auf, das wohl im Leben nicht vorhanden war, sondern wahrscheinlich erst durch häufige Untersuchungen an der Leiche entstanden ist. (Vergleiche dazu die Bemerkung auf S. 316 unten!) Der Eingang dieser Ausstülpung misst im Querdurchmesser 6 cm und zwar dergestalt, dass rechts von der Medianebene 3.5 cm, links von derselben 2.5 cm gelegen sind. Allmählich sich in die Tiefe senkend, verjüngt sich der Raum mehr und mehr bis zum Grunde hinab. Seine tiefste Stelle entspricht nicht der Mittellinie, sondern ist rechts und links von ihr gelegen, wo die Ausstülpung annähernd gleich tief steht. Am Boden der Aussackung ist keinerlei Oeffnung zu sehen. In Uebereinstimmung mit der Lage des Einganges erstreckt sich auch der Grund des Spaltes weiter nach rechts von der Mittellinie aus; seine seitliche Ausbreitung im Ganzen beträgt 3 cm. Die seitliche Wand des Douglas'schen Raumes reicht in der Mitte der hinteren Blasenwand bis zum Rande der Samenbläschen; am Blasenhalss erstreckt sie sich beiderseits um 1 cm weiter lateralwärts. Um den gleichen Abstand entfernt sich auch die seitliche Ausbuchtung des Blindsackes von der Spitze der Prostata beiderseits, so dass derselbe von hinten gesehen eine im Ganzen birnförmige Gestalt bekommt.

Soweit sich dies am gehärteten Praeparate erkennen lässt, sind keinerlei entzündliche oder sonstige Veränderungen an dem Peritoneum vorhanden; es ist von normaler Dicke.

Die Oberfläche des Peritoneum ist von einer grossen Zahl gröberer und feinerer Falten übersät, die derartig angeordnet sind, dass beim künst-

lichen Aneinanderlegen der Vorder- und Hinterfläche des Sackes Erhöhungen und Vertiefungen in einander hineinpassen. Dies Verhalten verdient um so mehr bemerkt zu werden, als ja bei der Härtung die Wände nicht an einander lagen, und könnte in dem Sinne gedeutet werden, dass die Wände sich im Leben berührten und sich ein Darmstück in der Ausstülpung nicht befand.

Mit der Umgebung ist das Peritoneum durch lockeres Gewebe befestigt, das gegen die Prostata hin festeren Charakter trägt, sich aber in nichts von dem übrigen subserösen Gewebe unterscheidet. Ueberreste entzündlicher Vorgänge konnten nirgends entdeckt werden.

Die Peritonealauskleidung des Sackes liegt im Grunde desselben allenthalben den Fasern des *M. levator ani* unmittelbar an, seine Entfernung von dem Fette des Cavum ischio-rectale beträgt ungefähr 3 mm.

Das Praeparat wird in der Sammlung des anatomischen Instituts zu Leipzig aufbewahrt.

Der höchst merkwürdige Befund an diesem Becken gab Veranlassung, festzustellen, wie sich nach Angabe der Autoren das Bauchfell in den einzelnen Entwicklungsperioden beim männlichen Geschlechte normaler Weise an dieser Stelle verhält und wie weit Abweichungen von der Norm beobachtet sind.

In der älteren und neueren Litteratur bis 1890 existiren keine Angaben über das Verhalten des Beckenblindsackes bei Embryonen. Zuckerkandl (31, S. 599) ist der erste, der diesbezügliche Angaben macht. Er bildet den Beckendurchschnitt eines 35 mm langen Embryos männlichen Geschlechts ab und sagt: „Zwischen dem Mastdarme und dem untersten Ende des Wolff'schen Ganges senkt sich der Douglas'sche Spalt in das Septum urethro-rectale derart ein, dass der Grund des Douglas die Vereinigungsstelle des Harn- und Geschlechtskanales um ein Beträchtliches nach abwärts überschreitet. Das hier abgebildete Verhalten kann mit geringen Abweichungen für Embryonen aus der ersten Hälfte der Schwangerschaft als ein constantes bezeichnet werden.“ Bei älteren Embryonen männlichen Geschlechts reicht der Recessus recto-prostaticus tief nach abwärts, es findet sich die ganze Prostata mit Peritoneum bekleidet und die Kuppe dieses bis zur Wurzel der Pars membranacea urethrae reichend. Derselbe Autor beschreibt das Praeparat eines männlichen Embryo etwa

bei Keibel (16). Dieser Autor zeigt an der Reproduction des Embryo H. s. Bul 1 der eigenen Sammlung Nl 11.5 mm, Alter 32 bis 33 Tage, Fig. 15, Taf. V, dass das Coelom ursprünglich höher endet und zu diesem Zeitpunkte mit der Scheidewand zwischen Darm einerseits, Harnblase und Sinus urogenitalis andererseits in gleichem Schritte herabsteigt. Bei Embryo Hg der His'schen Sammlung 14 mm Nl, Alter 36 bis 37 Tage, Fig. 7, Taf. IV (Keibel) reicht das Coelom weit caudalwärts über die Einmündungsstelle der Wolff'schen Gänge hinab. Bei Embryo Ob der His'schen Sammlung Nl 15.8 mm, Alter 29 bis 40 Tage, Fig. 61, S. 88, männlichen Geschlechts, sehen wir caudalwärts von Harnblase und Sinus urogenitalis das Coelom tief einschneiden und erst eine ganze Strecke caudal von der Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges in den Sinus urogenitalis aufhören. Das gleiche Verhalten weist der Embryo F. M. der His'schen Sammlung, Nl 17.5 mm, Alter 47 bis 51 Tage, auf.

Weitere Litteraturangaben über das Verhalten des Bauchfells am Beckenende beim männlichen Embryo habe ich nicht finden können.

Fasse ich die Ergebnisse der Untersuchungen Zuckerkandl's und Keibel's zusammen, so findet sich, dass in der ersten Zeit der Schwangerschaft das Peritoneum über dem kleinen Becken steht, dass dasselbe am 32. bis 33. Tage bereits tiefer zwischen Sinus urogenitalis und Darm getreten ist, und dass in einem gewissen späteren Stadium des embryonalen Lebens der Douglas'sche Raum bis zum Beckenboden herabreicht.

Ueber die Beziehungen des Bauchfells zur Blase und Prostata beim Neugeborenen äussern sich nur wenige Stimmen.

Jarjavay (15, S. 557) erwähnt, dass beim „Kinde“ das Bauchfell sich tiefer zwischen Vagina und Rectum, sowie zwischen Rectum und Blase einschiebt und dass es die Prostata erreichen kann.

Nach Symington (26, S. 68) reicht die Bauchfelfalte beim neugeborenen Knaben gewöhnlich bis zur Basis der Prostata: the recto-vesical pouch usually reaches down close to the prostate.

Die gleiche Angabe wie Jarjavay macht Toldt (28).

Disse (8, S. 34) fand bei einem Neugeborenen die hintere Blasenwand ganz, die Prostata in ihrer oberen Hälfte vom Peritoneum überzogen; bei den Knaben von 5 und 6 Monaten ging das Bauchfell vom oberen Rande der Prostata auf das Rectum über. Ein gleiches Verhalten zeigte ein Knabe von 9 Monaten, während bei einem Knaben von 1 Jahr 10 Monaten das Peritoneum bis zu einer Linie reichte, welche die Einmündungsstellen der Ureteren mit einander verbindet. Eben soweit reichte das Bauchfell bei einem Knaben von 2 Jahren, „es entspricht diese Umschlagstelle genau der Plica transversalis recti“.



Zuckerkandl sagt a. a. O.: „Am neugeborenen Knaben findet man die Beckeneingeweide hoch gelagert. Das Peritoneum überzieht die Rückfläche der Blase, so dass die Samenbläschen *in toto* und ausserdem die Kuppe der Vorsteherdrüse mit einem Peritonealüberzuge versehen ist.“

Bei Bókai (1, S. 630—632) erreicht das Peritoneum des Knaben die Prostata nicht, denn es erstreckt sich nach ihm der mittlere Abschnitt des Mastdarmes von der Prostata, bezw. dem oberen Ende der Analportion bis zur Douglas'schen Falte. Ob er sich bei diesen Angaben auf eigene Untersuchungen bezieht, oder ob er die Verhältnisse, wie sie sich beim Erwachsenen finden, einfach auf den kindlichen Organismus überträgt, ist nicht zu erkennen.

Endlich macht König (17, S. 525) die Angabe, dass beim Knaben die Plica Douglasii normaler Weise bis zum obersten Rande der Prostata geht. „Sie steigt allmählich höher mit den sich entwickelnden Samenbläschen und im Alter mit der Vergrösserung der Prostata.“

Während also am Ende der ersten Schwangerschaftshälfte der peritoneale Blindsack bis auf den Beckenboden hinabreicht, findet er beim Neugeborenen seine untere Grenze an der oberen Hälfte der Prostata und ist gegen Ende des zweiten Jahres bereits bis zur Einmündungsstelle der Ureteren emporgestiegen.

Es ist dieser Vorgang ohne Zweifel eine derartig interessante Tatsache, dass es sich wohl lohnt, näher darauf einzugehen und die Ursachen dafür kennen zu lernen.

Leider sind die Angaben der Litteratur über diesen Punkt äusserst spärlich, denn neben der kurzen bereits angeführten Bemerkung König's ist es nur Disse, der eine Erklärung für das Höherentreten des Bauchfells zu geben versucht.

Wie wir sahen, liegt beim Embryo, beim Neugeborenen und noch bei älteren Kindern die Blase über dem kleinen Becken. Bekanntlich wandert dieses Organ allmählich in den Beckenraum hinab, so dass die innere Harnröhrenmündung beim Erwachsenen schliesslich ungefähr in der Höhe der Symphysenmitte liegt. Aus den Untersuchungen Disse's geht hervor, dass der Bauchfellsack mit seinem unteren Ende der Senkung der Blase nicht folgt, sondern es wird in demselben Maasse, als die Blase tiefer tritt, erst die Prostata, dann der untere Abschnitt der Blasenwand frei vom Bauchfellüberzuge, und diese Organe treten alsdann in Verbindung mit der vorderen Wand des Rectum. Diese Verbindung geschieht durch das subseröse Bindegewebe, das entsprechend dem Höherentreten des Bauchfells mächtiger wird und Prostata und Blasenwand „in dem Maasse wie sie frei vom Bauchfell werden, an das Rectum anheftet“. Dass thatsächlich das Bauchfell bei der Vertiefung der

Beckenhöhle stehen bleibt, folgt aus der „Zunahme der Entfernung zwischen dem Mittelpunkte der Analöffnung und dem tiefsten Punkte der Excavatio recto-vesicalis“. Beim Neugeborenen mass Disse diese Entfernung zu 25 mm, beim Knaben von zwei Jahren zu 48 mm. Die Zunahme betrug fast ebensoviel als die Tiefenzunahme der Beckenhöhle in derselben Zeit, die er zu 22 mm fand.

So spärlich die Angaben der Autoren über das Verhalten des Peritonealsackes beim Neugeborenen und beim Kind sind, um so zahlreicher sind die Beobachtungen der einschlägigen Verhältnisse beim Erwachsenen, in Sonderheit beim Manne.

Eine ausführliche Beschreibung des Douglas'schen Raumes, sozusagen die einzige, die mir in der Litteratur begegnet ist, rührt von T. Jonnesco (22, S. 360) her. Er schreibt: „Beim Manne senkt sich der Douglas'sche Raum ein zwischen die hintere obere Wand der Blase vorn, die Ampulle des Rectum hinten, die Samenblasen und die Ductus deferentes an den Seiten. Sein tiefster Punkt ist bald median, bald lateral, zur Rechten oder zur Linken gelegen. Jederseits entspricht die seitliche Begrenzung des Raumes dem inneren Rande des Samenbläschens und des Ductus deferens. Zuweilen erstreckt sich der Douglas'sche Raum über diese Grenzen hinaus, er senkt sich mehr oder weniger zwischen Blase und Ureter einerseits, den Ductus deferens und die Vorderfläche der Samenbläschen andererseits ein. Der Ductus deferens und der innere Rand des Samenbläschens springen dann leicht in das Innere des Raumes vor. — „Mais j'ajoute immédiatement, que je n'ai jamais vu celle-ci s'enfoncer derrière le canal déférent et la vésicule, entre eux et la paroi rectale, contrairement à ce que disent beaucoup d'auteurs. Ces organes, en effet sont toujours solidement et directement unis au rectum; car . . . ils sont enclavés dans la gaine fibreuse péirectale.“ — Seine Tiefe variirt zwischen 2 bis 4 cm. Er ist von konischer Form, breit an der Basis, die nach oben sieht (sein Querdurchmesser beträgt  $3\frac{1}{2}$  cm) und verschmälert sich nach unten zu, wo seine Spitze liegt. Am häufigsten findet sich die Umschlagstelle an der hinteren Grenze oder der Basis des Trigonum vesicale, 2 bis  $2\frac{1}{2}$  cm oberhalb der Basis der Prostata. Aber man kann nicht selten sehen, dass sie tiefer hinabsteigt, sich in eine wirkliche Verlängerung zwischen die Samencanäle einbuchtet und selbst die Basis der Prostata berührt, bald zur Linken, bald, und zwar häufiger, zur Rechten der Mittellinie. Ihre Entfernung vom Anus beträgt 5 bis 7 cm.“

Barkow fand den Bauchfellsack bald 1.3 bis 2.7 cm über dem „Ligamentum interurethrale“, bald nur 4.4 mm über der Basis der Prostata.

Guthrie sah ihn ebenfalls bis zur Prostatabasis herabsteigen, Richet bis zum Blasenhal. Dasselbe Verhalten konnte Cruveilhier constatiren.

Sappey behauptet, dass der Blindsack immer wenigstens  $1\frac{1}{2}$  cm von der Basis der Prostata entfernt ist; wenn er emporsteige, könne er sich ungefähr bis auf  $2\frac{1}{2}$  cm erheben.

Nach Quain (23) schlägt sich das Peritoneum von der Vorderfläche des Rectum auf die Blase über in einer Entfernung von 1 Zoll von der Basis der Prostata.

Deneffe und Vetter (6, 29, S. 51) geben die Entfernung zwischen Prostatabasis und dem unteren Ende des Douglas'schen Raumes nur auf 4 mm an; ebenso Paul Delbet.

Zuckerkandl (a. a. O., S. 594): „In der grössten Mehrzahl der Fälle erreicht das Peritoneum an seiner Umschlagstelle zwischen Blase und Mastdarm eben noch die Kuppen der Samenbläschen, weshalb man dieses Verhalten als die Norm ansehen kann.“

Disse (a. a. O.): „In der Regel entspricht die Umschlagstelle des Bauchfells der Plica transversalis recti; aber diese Falte fehlt zuweilen, und es ist nicht darauf zu rechnen, dass man immer sich derselben beim Operiren am Lebenden als eines Anhaltspunktes bedienen könne. Man wird nur sicher gehen, wenn man annimmt, dass das Bauchfell bis auf die Prostata hinabreiche; dann wird man Verletzungen desselben vermeiden.“

Krause (a. a. O., S. 545): „Die untere Wand des Peritonealsackes bekleidet beim Manne den hinteren Theil des Vertex und der Seitenwände, sowie die ganze Hinterwand der Harnblase, auch eine Strecke der Vasa deferentia und steigt von der hinteren Harnblasenwand zur vorderen Wand des Rectum wiederum in die Höhe.“

Zahlreiche Autoren haben Messungen angestellt über die Entfernung der Excavatio recto-vesicalis von der Analöffnung.

Die Resultate dieser Messungen sind sehr verschieden und variiren in den weitesten Grenzen.

So schätzt Velpeau diese Entfernung auf 5.4 bis 8.1 cm.

Lisfranc, Samson, Richet geben übereinstimmend ein Maass von 10 cm an.

Nach Malgaigne schwankt diese Grösse zwischen 6, 8, 10, 10.8 cm.

Luschka (20, S. 25) sagt: „Es darf nicht unerwähnt bleiben, dass am Rectum insofern beachtenswerthe Schwankungen im Verhalten des Peritoneum vorkommen, als seine unterste Grenze, in verticaler Richtung gemessen, bald 8 cm über dem vorderen Umfange des Afters liegt, bald aber auch viel weiter hinabrückt und von demselben nur  $5\frac{1}{2}$  cm entfernt sein kann. Die Möglichkeit dieser letzteren geringsten von mir und zwar bei beiden Geschlechtern gefundenen Abstände der Peritonealgrenze muss jedenfalls für die vordere Seite des Rectum bei chirurgischen Eingriffen massgebend sein.“

Bei Hyrtl (13, S. 154) finden sich folgende Angaben: „Die erste Abtheilung des Mastdarmes von unten auf gezählt, erstreckt sich von der Analöffnung bis zur Prostata, die zweite von der Prostata bis zur Douglas'schen Falte. . . . Die erste Abtheilung des Mastdarmes hat nur 1 bis  $1\frac{1}{2}$  Zoll Länge. . . . Die Länge der zweiten Abtheilung beträgt bei leerer Blase 2 bis  $2\frac{1}{2}$  Zoll“, also die Entfernung der Douglas'schen Falte zur Analöffnung 3 bis 4 Zoll.“

In einem von Garson (10) abgebildeten Praeparate der Braune'schen Sammlung überzieht das Bauchfell die hintere Wand der Blase bis zum oberen Rande der Prostata und ist von der Mitte der Analöffnung 6 cm entfernt.

In einem von Disse (a. a. O.) veröffentlichten Falle lässt es den Blasengrund frei und schlägt sich 1 cm oberhalb der Linie, welche die Ureterenmündungen mit einander verbindet, auf das Rectum über; es hat von der Analöffnung eine Entfernung von 8 cm.

Alle Autoren geben übereinstimmend an, dass der Bauchfellsack des Douglas'schen Raumes bis zu 1 und 2 cm emporsteigen kann, wenn die Blase stark ausgedehnt ist.

Henke (12, S. 30) äussert sich darüber nur im Allgemeinen, ohne Maasse dafür anzugeben: „Am tiefsten ist die Einsenkung des Bauchfelles vor dem Mastdarme (im sogenannten Douglas'schen Raume). Wenn sich die Blase füllt, wird die Falte des Umschlages rings etwas in die Höhe gezogen, wenn sie leer ist, steht sie tiefer.“

Nach Tillaux (27, S. 900) schlägt sich das Bauchfell vom Niveau der Samenbläschen auf das Rectum über und ist etwa 5 cm vom Anus entfernt, wenn die Blase leer ist; ungefähr 6 cm, wenn sie gefüllt ist. Wenigstens sind das die Entfernungen, denen er am häufigsten begegnete. Diese Maasse können übrigens um 1 bis 2 cm variiren; es soll jedoch das Peritoneum niemals die Grenzen erreichen, wie sie von Lisfranc beschrieben werden. Derselbe sagt a. a. O.: „Wenn die Blase leer ist, steigt das Peritoneum ein wenig tiefer, die Entfernung beträgt nach Sappey 5 bis 6 cm; im zweiten Falle, wenn die Blase ausgedehnt ist, liegt das Peritoneum nie höher als 8 cm vom Anus.“

Der Einfluss des Füllungszustandes der Blase auf den Hochstand der Umschlagstelle des Bauchfelles wird von Garson (10) bestätigt. Während aber alle früheren Beobachter lediglich den Zustand der Blase als ausschlaggebend für die Erhebung des Peritoneum betrachten, wies Garson auf die interessante Thatsache hin, dass die Ausdehnung des Rectum, bei leerer Blase, allein denselben Effect hat. Er fand, dass, während die Tiefe des Douglas'schen Raumes, von der Beckeneingangsebene gemessen, bis 84 mm betragen kann bei leerem Mastdarme, sich diese Entfernung durch

starke Ausdehnung des Mastdarmes mittelst des Colpeurynters in seinem ersten untersuchten Falle auf 22 mm verringert. — Petersen (21) bestätigt im Allgemeinen die Angaben Garson's.

Fasse ich die Resultate der Untersuchungen der verschiedenen Autoren kurz zusammen, so ergibt sich, dass das Auffinden absoluter Maasse für den Hochstand des Bauchfelles unmöglich ist. Dasselbe steht zumeist in wechselnder Entfernung über der Basis der Prostata, kann dieselbe in einzelnen Fällen aber berühren. Im Allgemeinen kann man zwei Maxima, 5.5 und 10.8 cm Entfernung vom Anus, aufstellen. Die Schwankungen innerhalb dieser Grenzen sind aber nicht nur bei verschiedenen Individuen verschieden, sondern je nach dem Füllungszustande von Blase und Rectum auch bei demselben Individuum.

Es zeigt sich also, dass die Umschlagstelle des Peritoneum beim Erwachsenen in wechselnder Entfernung vom Anus stehen, auch die Basis der Prostata erreichen kann. Tiefer, als bis zu dieser letzten Grenze, vor Allem bis zur Spitze der Prostata, steigt es nie herab. Wohl aber zeigt sich ein derartiges Verhalten in einer bestimmten Epoche des Embryonallebens. Dem entsprechend scheint mir unser Fall am ungezwungendsten dadurch erklärt werden zu können, dass man denselben mit dem embryonalen Zustande auf eine Stufe stellt und annimmt, dass es sich hier um ein Fortbestehen des embryonalen Verhaltens bis in die spätere Zeit handelt. Die Gründe für diese Deutung sind dieselben, welche Zucker кандl (s. S. 327) für einen anderen Fall geltend macht. Entzündliche Residuen irgend welcher Art sind nirgends zu entdecken; es scheint also eine Entstehung durch Entzündung, Resorption eines Exsudates, vollkommen ausgeschlossen.

Nachdem ich in Vorstehendem das normale Verhalten des Douglas'schen Raumes, wie es sich in den einzelnen Altersabschnitten am männlichen Geschlechte darbietet, zu skizziren versucht habe, veranlasst mich der Eingangs beschriebene Fall, nach analogen oder ähnlichen Fällen in der Litteratur zu forschen.

Ueber entsprechende Vorkommnisse beim Weibe, wo sie etwas häufiger zu sein scheinen, berichten Pirogoff, Ziegenspeck (30) u. Zucker кандl (31).

Sucht man in der Litteratur nach einem einschlägigen Präcedenzfalle zu dem unserigen beim Manne, so findet sich genau genommen kein Beispiel dafür.

Wohl kenne ich den classischen Fall von Astley Cooper (5, S. 141), aber er unterscheidet sich dadurch nicht unwesentlich von dem unserigen.

(so von Cooper bezeichnet) tritt beim Manne zwischen Blase und Rectum, beim Weibe zwischen Rectum und Vagina aus. Ich habe nur ein Beispiel dieses Uebels beobachtet und zwar an einer männlichen Leiche. Der umgeschlagene Theil des Peritoneums zwischen Blase und Rectum war bis zum Mittelfleisch herabgetreten, aber äusserlich keine Geschwulst bemerkbar. . . . Vor dem Bruchsacke lagen ein Theil der Blase, die Prostata und die Enden der Samenbläschen, hinter ihm das Rectum, und die Mündung des Bruchsackes war etwa  $2\frac{1}{3}$  Zoll vom After entfernt.“

Ich gebe dazu die Betrachtungen wieder, die Zuckerkandl an diesen Fall knüpft, und mit denen ich mich vollkommen einverstanden erklären möchte. „Die unveränderten topographischen Verhältnisse der benachbarten Organe lassen es als unwahrscheinlich erscheinen, dass dieser Bruchsack durch ein Vordringen des ursprünglich normal gelagerten Bauchfelles zwischen Blase und Mastdarm durch Druck von innen her gebildet worden wäre. Es drängt sich vielmehr die Analogie dieses Bildes mit dem der embryonalen Verhältnisse auf und es erscheint naturgemässer, die Entwicklung eines derartigen Bruchsackes auf ein Persistiren der Verhältnisse, wie sie beim Embryo gefunden werden, als eine Verdrängung und Dislocirung des Bauchfelles durch den gesteigerten intraabdominalen Druck oder auf Druck durch darauffolgende Darmschlingen zurückzuführen.“

L. Ebner (9, S. 67), ein Schüler Zuckerkandl's, fordert für die Entstehung der Perinealhernien die Praeexistenz einer angeborenen peritonealen Ausstülpung. „Durch ein Trauma, eine grobe mechanische Läsion kommt ein Mittelfleischbruch ebenso wenig zu Stande, als durch einen Spalt im Levator ani allein, es bedarf unter allen Umständen einer congenital vorgebildeten peritonealen Tasche. Falls eine mechanische Läsion erfolgt, veranlasst dieselbe entweder ein Auseinanderweichen des schon vorhandenen Levatorspaltes, wodurch die schon am Beckengrunde stehende Hernie zu Tage tritt, oder sie bewirkt die Füllung des schon durch den Levator hindurchgetretenen Bruchsackes mit Eingeweiden.“ Zuckerkandl (a. a. O. S. 601) sagt in Uebereinstimmung damit: „Ein Stehenbleiben auf einer der embryonalen Stufen der Entwicklung (des Douglas'schen Raumes) giebt die Praedisposition für die Entwicklung irgend eines der Douglas'schen Brüche ab. Der capillare Spalt kann bei geeigneter Gelegenheitsursache, wie Stoss, Fall, Heben schwerer Lasten u. s. w. durch eintretende Darmschlingen geöffnet werden.“

Da beide eben genannte Autoren die gleiche Voraussetzung für die Entstehung einer Perinealhernie in dem angeborenen Tiefstande des Bauchfelles im Douglas'schen Raume erblicken, erscheint es angebracht, auf die in der Litteratur aufgeführten Fälle von diesen Hernien beim Manne genauer einzugehen.

Es finden sich deren, einschliesslich des bereits referirten Falles von Cooper, insgesamt 9 vor.

Bezüglich der näheren Beschreibung derselben verweise ich auf L. Ebner (a. a. O. S. 82 u. ff.). Weitere Fälle scheinen seit Ebner's Publication nicht veröffentlicht zu sein, wenigstens wurden solche in der Litteratur, soweit sie mir zugänglich war, nicht gefunden.

Ich gehe in Folgendem nur auf die Verhältnisse ein, soweit sie für uns von Bedeutung sind.

Zunächst schliesse ich den unter Nr. 3 bei Ebner aufgeführten Fall aus, den Lacoste (19) Froriep's Notizen entnimmt. Derselbe betrifft ein  $1\frac{1}{2}$  Monate altes Kind und stellt eine Hernie dar, die durch eine Ossifications- oder Verknorpelungslücke im Os sacrum getreten ist und daher für unsere Betrachtung nicht in Frage kommt.

Es existiren sechs anatomisch oder operativ klargelegte Fälle, und zwar:

1. Der Sectionsbefund Chardenon's (3, S. 244). Dieser fand an der Leiche eines 45 jährigen Mannes einen Theil des Ileum in einem taubeneigrossen Bauchfellsacke. Er reichte in der Mitte des Beckens zwischen Blase und Mastdarm bis zum Perineum hinab und ragte dort als Geschwulst hervor.

2. Beobachtete Scarpa (24, S. 109) am Lebenden eine Hernia perinealis und giebt einen ausführlichen Bericht über die Autopsie des Falles. Es lagen die letzten Windungen des Ileum tiefer als gewöhnlich in der rechten Beckenhälfte in einer schlaffen Bauchfelltasche, die bis ins Perineum hinabreichte und in der Dammgegend als Geschwulst zu sehen war. Nach Eröffnung dieser letzteren sah man das Darmstück in sich zusammengebogen und wie zu einem Knäuel zusammengerollt in demselben liegen.

3. Erzählen Chopart und Desault (4, 7, S. 392), dass ihnen von einer imperfecten Perinealhernie an der Leiche eines 45 jährigen Mannes berichtet wurde, bei dem ein Stück des gewundenen Darmes zwischen Mastdarm und der Harnblase hinabgesunken und von einem vom Darmfell gebildeten Sacke umschlossen war.

4. Ist der Sectionsbefund Coopers zu erwähnen, den wir bereits oben wiedergegeben haben.

5. Machte Bromfield (2, S. 142) die Sectio perinealis an einem Knaben von 5 bis 7 Jahren. Nach Durchschneidung von Haut und Musculatur wölbte sich als hydatidenähnliche Blase das Peritoneum aus der Oeffnung hervor. Als Bromfield, um den Stein besser fassen zu können, die Blase von oben her gegen die Symphyse herabdrängte, platzte der Peri-

auf ein fettreiches Stratum und auf die Fascia superficialis. Nun ging er stumpf in der Gegend vor, wo die obere und mittlere Mittelfleischbinde vor dem After verwachsen sind, ohne denselben ganz zu erreichen, und drang in dem Raume zwischen Rectum und Prostata nach aufwärts, wo er auf Darmschlingen traf, die zurückgebracht wurden.

7 u. 8. Lediglich klinisch beobachtet sind die beiden Fälle von Jacobsohn (14, S. 399) und Henno (11, S. 360).

In ersterem lag der Bruch von der Grösse eines Hühnereies unmittelbar vor dem Anus, er wurde bei Anstrengungen grösser und verursachte vor dem Stuhlgange schmerzhaftes Anschwellungen. Heilung trat ein durch dauerndes Tragen einer Binde, zurück blieb ein  $2\frac{1}{2}$  Zoll langer faltiger Sack am Damme, der sich einstülpen liess.

Für die weitere anatomische Betrachtung kommen in der Hauptsache nur die Fälle Nr. 1 bis 6 in Frage, während für die Aetiologie der Hernia perinealis vor Allem Jacobsohn und Henno zu berücksichtigen sind.

Betreffs der Grösse und Ausdehnung des Bruchsackes sehen wir, dass derselbe bei Chardenon bis zur Haut des Perineum hinabreichte — zwischen den beiderseits tastenden Fingern fanden sich nur die gewöhnlichen Integumente — und als Geschwulst am Damme hervorragte.

Bei Scarpa verlängerte sich die Bauchfelltasche aus dem Grunde des Beckens hinaus, um in dem Mittelfleische den eigentlichen Bruchsack von Wallnussgrösse und darüber zu bilden.

Aus den Angaben Chopart's und Desault's geht hervor, dass die mit Eingeweide angefüllte Bauchfelltasche zwischen Mastdarm und Harnblase gelegen war und bis zur Haut des Perineum hinabreichte. Ob dort eine äusserlich sichtbare Geschwulst sich fand, ist nicht zu ersehen.

Die Abbildung des Cooper'schen Falles lässt erkennen, dass die Umschlagstelle des Peritoneum bis zum Levator ani herabreicht, aber keine Geschwulst am Perineum bildet.

Bromfield sah das Bauchfell ebenfalls bis zum Levator ani herabsteigen; ein Geschwulst war äusserlich nicht vorhanden.

Der Kranke Striegele's hatte eine Geschwulst am Damme, die sich von der Peniswurzel bis zum After erstreckte und Höhe und Breite eines Zolles hatte.

Bei Chardenon lag der Peritonealsack in der Mitte des Beckens zwischen Blase und Mastdarm.

Scarpa fand den Bruchsack von der rechten Beckenhälfte ausgehend sich in den Zwischenraum zwischen Mastdarmöffnung, dem rechten Sitzbeinhöcker und der Spitze des Steissbeines einsenken.

Chopart und Desault lassen über die Lage des Bruchsackes nichts Näheres erkennen.



Cooper macht in dieser Hinsicht ebenfalls keine Angaben, doch ersieht man aus der Abbildung unschwer, dass es sich um eine im Wesentlichen symmetrisch-mediane Lagerung der Peritonealausstülpung handelt.

Im Falle von Bromfield und Striegele sind diese Beziehungen nicht bekannt.

Erhalten ist die Beckenbodenmuskulatur bei Scarpa, ebenso bei Bromfield und Striegele. Bei Chopart-Desault, sowie bei Cooper finde ich keine Angaben, jedoch ist in letzterem Falle zu vermuthen, dass diese Verhältnisse intact sind, wenigstens finden sich keine gegentheiligen Angaben. Chardenon betont ausdrücklich, dass er von der Beckenbodenmuskulatur nur den M. transversus perinei über der Höhe der Geschwulst fand. Offenbar war der Levator zur Seite gedrängt.

Verwachsungen des Bruchsackgrundes mit der Haut des Perineum werden von Chardenon und Chopart-Desault berichtet.

Das Alter der betreffenden Individuen verhält sich folgendermaßen:

Bei Bromfield . . . . .	5 bis 7 Jahre
„ Jacobsohn . . . . .	20 „
„ Henno . . . . .	22 „
„ Striegele . . . . .	etwa 24 „
„ Chardenon . . . . .	45 „
„ Chopart-Desault . . . . .	45 „
„ Scarpa . . . . .	59 „
„ A. Cooper . . . . .	Fehlt Angabe.

Eine Entstehungsursache wird nicht angegeben von Chardenon, Chopart-Desault, Cooper, Bromfield.

Scarpa bezeichnet als solche: erhebliche Kraftanstrengung bei gespreizten Beinen und vorgebeugtem Oberkörper; Striegele: Erschütterung und anstrengende Arbeit; Jacobsohn und Henno: Fall aufs Perineum.

Wenn wir nun die Fälle zusammenstellen und sehen, dass in unserem Falle eine tiefe Ausstülpung des Bauchfelles vorkommt unter sonst normalen Verhältnissen, dass ferner in anderen Fällen (Cooper-Bromfield) eine ähnlich tiefreichende Ausstülpung gefunden wird mit Darminhalt, und dass drittens Fälle vorkommen, in denen die bruchsackartige Bildung noch tiefer bis an die Haut heranreicht, so liegt es nahe, diese Fälle in einen inneren

dadurch, dass ein vorher existirender Tiefstand des Peritoneum bei einem abnormen Drucke in der Bauchhöhle eine Prädisposition zu einem secundären Herabrücken bis an die Haut gab.

Wir würden also diese drei Fälle gewissermassen als drei Stadien eines möglichen Processes bezeichnen und sagen, dass die eigentlichen Perinealbrüche erst die beiden anderen Stadien durchlaufen hatten. Der Bromfield'sche Fall entspricht so sehr dem Persistiren des embryonalen Tiefstandes des Peritoneum, dass jede andere Erklärung gezwungen erscheinen würde.

Merkwürdig bleibt dagegen der Fall von Striegele. Obwohl der Kranke 3 Jahre lang bei der reitenden Artillerie gedient hatte, bekam er seinen Bruch erst, nachdem er nahezu  $\frac{1}{2}$  Jahr wieder zu Hause war, bei der Arbeit im Hopfengarten. Man sollte doch meinen, dass der Bruch, eine peritoneale Ausstülpung immer vorausgesetzt, eher durch die anhaltende Erschütterung beim Reiten, als durch die relativ leichte Beschäftigung im Hopfengarten zu Stande gekommen wäre. Es scheint mir daher, im Gegensatz zu Ebner und Zuckerkanal, dieser Fall eine andere Entstehungsmöglichkeit nicht auszuschliessen.

Was den Fall Chardenon's betrifft, so fehlen leider Beobachtungen aus dem Leben des betreffenden Individuums. Der Umstand aber, dass der Eingang zum Bruchsacke callöse Verdickungen aufweist, und dass der Grund desselben mit der Haut des Perineum verwachsen war, lässt auf entzündliche Veränderungen eines schon längere Zeit bestehenden mit Darmschlingen gefüllten Bruchsackes schliessen. Hier, wie in dem noch zu berücksichtigenden Falle, über den Chopart-Desault berichten, ist es wohl ausgeschlossen, dass die Ausstülpung des Peritoneum zwischen Prostata und Rectum durch entzündliche Prozesse am Beckenboden, auf die man durch die Verwachsungen und Veränderungen gebracht werden könnte, hervorgerufen worden sei. Es wäre nicht recht einzusehen, wie bei der besonderen Festigkeit des die Prostata und das Rectum verbindenden Gewebes eine derartige Aussackung im Peritoneum auf diesem Wege zu Stande kommen sollte.

Würde ich die Frage nach der Ursache für das Persistiren des embryonalen Zustandes bis in das spätere Alter aufwerfen, so muss ich gestehen, dass ich eine solche nicht kenne. Vielleicht gelingt es, bei häufigerer Untersuchung des Leichenmaterials in dieser Hinsicht öfters gleiche oder ähnliche Befunde zu erheben, und es müsste einer späteren Untersuchung vorbehalten bleiben, das ätiologische Moment näher zu berücksichtigen.

Einen bestimmten Zusammenhang mit den Abnormitäten des knöchernen Beckens vermochte ich nicht aufzufinden, gleichwohl wage ich aber nicht, einen solchen ohne Weiteres von der Hand zu weisen. Es

ist nicht undenkbar, dass die Verhältnisse an der Prostata secundär beeinflusst worden sind durch die eigenthümlichen Druckverhältnisse in Folge der Enge des Beckenausganges. Ich möchte letztere Bemerkung aber ausdrücklich nur vermuthungsweise geäußert haben.

Das, was unseren Fall besonders interessant erscheinen lässt, ist der Umstand, dass der peritoneale Spalt im Alter von 65 Jahren leer gefunden wurde. Es dürfte dieses Vorkommniß ein höchst seltenes sein, und scheint, so weit das männliche Geschlecht dabei in Frage kommt, eines Analogons in der Litteratur zu entbehren.

Zu bedenken wäre, ob nicht die Enge des Beckenausganges direct die Anfüllung des Spaltes mit Darmschlingen verhinderte.

In praktischer Hinsicht lehrt unser Fall, dass man bei operativen Eingriffen in der Perinealgegend, unbeschadet der Seltenheit des Vorkommnisses, immer darauf gefasst sein muss, unmittelbar nach Durchschneidung des Levator ani auf das Peritoneum zu treffen.

-----

Fasse ich das Resultat der näheren Untersuchung der Fälle von Perinealhernien zusammen, indem ich meinen Fall in den Bereich der Betrachtung einbeziehe, so beweist dieser letztere, ebenso der Cooper's, dass, wenn dieses Verhalten auch als höchst selten bezeichnet werden muss, selbst im vorgerückten Alter ein tiefes Herabreichen des Bauchfelles im Douglas'schen Raume beim Manne bestehen kann, ein Zustand, wie er einer bestimmten Epoche des Embryonallebens entspricht und wohl ein Stehenbleiben auf diesem Punkte bedeutet. Die übrigen Fälle von Brüchen gehen aller Wahrscheinlichkeit ebenfalls von einem derartig tief herabreichenden peritonealen Spalte aus und entstanden wohl secundär unter einem abnormen Drucke in der Bauchhöhle. Eine Entstehung auf Grund entzündlicher Processe ist nicht nachgewiesen, eine andere Entstehungsmöglichkeit nicht direct ausgeschlossen.

Zum Schlusse erfülle ich noch die angenehme Pflicht, Hrn. Professor Dr. Spalteholz für die freundliche Ueberlassung des Falles und für seine liebenswürdige Anregung und Unterstützung bei der Anfertigung der Arbeit auf das Wärmste zu danken.

## Litteraturverzeichniss.

1. Bókai, Krankheiten des Mastdarmes und Afters. Gerhard's *Handbuch der Kinderkrankheiten*. 1880. Bd. VI. H. 2.
2. Bromfield, *Chirurgical. observation and cases*. London 1773. Vol. I.
3. Chardenon, Le Blanc. *D'opérations de Chirurgie*. Paris 1775. Tome II.
4. Chopart und Desault, *Von den chirurgischen Krankheiten*. Aus dem Französischen. Frankfurt und Leipzig 1784. Bd. II.
5. Cooper, Astley, *Vorlesungen über Chirurgie*. Uebersetzungen aus dem Englischen von Dr. Schütte. Leipzig 1838. Bd. II.
6. Deneffe u. Vetter, *De la ponction de la vessie*. Bruxelles 1874.
7. Desault, vergl. Nr. 4.
8. Disse, Untersuchungen über die Lage der menschlichen Harnblase und ihre Veränderungen im Laufe des Wachstums. *Anatomische Hefte*. 1892. Bd. I.
9. Ebner, L., Ueber Perinealhernien. *Deutsche Zeitschrift für Chirurgie*. 1887. Bd. XXXI.
10. Garson, J. G., Dislocation der Harnblase und des Peritoneums bei Ausdehnung des Rectum. *Dies Archiv. Anat. Abthlg.* 1878.
11. Henno, Hernie périnéale. *Arch. med. belges*. Juni 1860.
12. Henke, *Atlas der topographischen Anatomie des Menschen*. Erklärungen. Leipzig und Heidelberg 1867.
13. Hyrtl, *Handbuch der topographischen Anatomie*. 1882. Bd. II. 7. Aufl.
14. Jacobsohn, In Gräfe u. Walther's *Journal der Chirurgie*. Berlin 1826. Bd. IX. H. 3.
15. Jarjavay, *Traité d'anatomie chirurgicale*. 1854. Tome II.
16. Keibel, F., Zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates. *Dies Archiv. Anat. Abthlg.* 1896.
17. König, *Lehrbuch der spec. Chirurgie*. Berlin 1893/94. Bd. II. 6. Aufl.
18. Krause, W., *Specielle und makroskopische Anatomie*. 1879. Bd. II. 3. Aufl.
19. Lacoste, *Mémoire de la société de médecine de Toulouse*.
20. Luschka, *Lage der Bauchorgane des Menschen*. Text. Tübingen 1873.
21. Petersen, Ueber Sectio alta. *Archiv für klinische Chirurgie*. Herausgegeben von B. v. Langenbeck. 1880. Bd. XXV.

22. Poirier, P., *Traité d'anatomie humaine*. Tome IV. Premier fascicule. T. Jonnesco. Paris.

23. Quain, *Elements of anatomy*. Vol. III. 10. Ed. p. 4. Symington. London 1896.

24. Scarpa, *Neue Abhandlung über den Schenkel- und Mittelfleischbruch*. Deutsch von Seiler. Leipzig 1822.

25. Striegele, *Medicinisches Correspondenzblatt des württembergischen ärztl. Vereines*. 1869.

26. Symington, *Topographical anatomy of the child*. 1887.

27. Tillaux, *Traité d'anatomie topographique*. Paris 1882.

28. Toldt, *Lehrbuch der Anatomie*. 1890.

29. Vetter, vergl. Nr. 6.

30. Ziegenspeck, Ueber normale und pathologische Anheftung der Gebärmutter und ihre Beziehungen zu deren wichtigsten Lageveränderungen. *Archiv für Gynäkologie*. 1887. Bd. XXXI.

31. Zuckerkandl, O., Beiträge zur Lehre von den Brüchen im Bereiche des Douglas'schen Raumes. *Deutsche Zeitschrift für Chirurgie*. 1891. Bd. XXXI.

# Einige Bemerkungen über das Stäbchenroth der Netzhaut.

Von

**F. Leydig.**

---

Vor nunmehr zwei Jahrzehnten erschien plötzlich das Stäbchenroth der Retina in den Vordergrund eines allgemeineren Interesses gerückt, indem man sich der Erwartung hingeben zu können glaubte, dass jetzt über den Vorgang des Sehens bedeutende Aufschlüsse sich dadurch würden gewinnen lassen. Die Bezeichnung „Sehpurpur“, welche man erfand, war recht geeignet, einer solchen Vorstellung Ausdruck zu geben.

Lange schon hege ich Zweifel, ob dem Stäbchenroth wirklich die Leistung zukomme, welche von Seiten der Physiologie gedachter Färbung beigeschrieben wird. Zwar selber ausser Stand durch chemische und physikalische Untersuchungsmittel in die Natur des Stäbchenroth tiefer einzudringen, wurden meine Bedenken wachgerufen durch Wahrnehmungen einfacher Art, wie sie sich aus dem Kreise meiner morphologischen Studien ergaben. Und mir däucht, dass das Gesehene in der beregten Frage immerhin nicht ganz ausser Acht könnte gelassen werden.

Im Nachfolgenden versuche ich meine Ansicht etwas näher zu begründen, nachdem ein geschichtlicher Ueberblick, frühere Mittheilungen ergänzend, vorausgeschickt sein soll.

## I.

Das Stäbchenroth ist vor mehr als einem halben Jahrhundert, nahezu gleichzeitig, in dem Auge der Arthropoden und der Cephalopoden bemerkt und angezeigt worden. Soweit mir bekannt, war es Will, welcher unter Anleitung von R. Wagner in Erlangen das Auge von Krebsen und Insecten untersuchte und dabei der „gelblichen oder röthlichen Farbe der

Prismen“ — so nennt er die spindelförmig angeschwollenen Nervenstäbe — zuerst gedenkt.<sup>1</sup> Einige Jahre nachher veröffentlichte der Autor einen neuen Aufsatz über das Insectenauge im Archiv für Anatomie und Physiologie, was dessen Herausgeber Joh. Müller veranlasste, in einer Anmerkung beizufügen, dass beim Flusskrebs die Anschwellungen der Sehnervenfäden „von durchsichtig blassröthlicher Färbung“ seien.<sup>2</sup>

Zwischen hinein fällt die Beobachtung von Krohn,<sup>3</sup> welcher über die Retina der Cephalopoden berichtet: „Am möglichst frischen Auge zeigt die der Hyaloidea zugekehrte hintere Fläche der Retina einen rosenröthlichen Schimmer.“

Sodann wurde von mir<sup>4</sup> in einer histologischen Arbeit über Insecten, Spinnen und Krebse, indem sie sich auch auf den Bau des Auges erstreckte, die „rosenrothe Färbung“ der Anschwellungen der Nervenstäbe des Flusskrebses erwähnt und unter welchen Umständen sie verschwindet. Ferner auf die Structur des Auges mehrerer Insectenordnungen eingehend, hebe ich die „schön rosenrothe Färbung“ der Nervenstäbe verschiedener Gattungen von Käfern hervor, so von *Scarabaeus stercorarius*, *Procrustes coriaceus* und führe dabei ausdrücklich an, dass die betreffenden Theile nicht nur bei anderen Coleopterenarten, z. B. *Silpha obscura* ganz „farblos wasserhell“ seien, sondern das Letztere auch bei Arten aus anderen Ordnungen sich wiederhole, so z. B. aus der Gruppe der Orthopteren bei *Acridum coerulegens*, unter Dipteren bei *Syrphus ribesii*, von Hemipteren bei *Notonecta glauca*. Dies Verhältniss, dass die Nervenstäbe bald das Rosenroth an sich haben, in anderen Fällen farblos wasserhell sein können, verdient nicht übersehen zu werden.

Meine Angaben sind dreizehn Jahre später von M. Schultze bestätigt und bezüglich verschiedener Lepidopteren erweitert worden,<sup>5</sup> was bald darauf bezüglich der Mittheilungen Krohn's über die Retina des Auges der Cephalopoden von Genanntem ebenfalls geschehen ist.<sup>6</sup>

<sup>1</sup> Will, *Beiträge zur Anatomie der zusammengesetzten Augen mit facettirter Hornhaut*. 1840.

<sup>2</sup> Derselbe, *Ueber einen eigenthümlichen (Bewegungs?) Apparat in facettirten Insectenaugen*. 1848.

<sup>3</sup> Krohn, Nachträge zu einer früheren Arbeit über das Auge des Cephalopoden. *Nov. Act. Acad. Leop. Carol.* 1842.

Ein Lustrum nachher wurde die Aufmerksamkeit auf das Stäbchenroth gelenkt durch Boll,<sup>1</sup> welcher von den im Bisherigen angeführten Beobachtungen eine theilweise Kenntniss zwar gehabt hat, aber sie nur flüchtig streift. Er nennt bloss Krohn als denjenigen, der von der Sache gewusst habe, um dann um so bestimmter aussprechen zu können, dass „ganz zweifellos“ keiner der zahlreichen Histologen, welche sich mit der Untersuchung der Retina der Wirbelthiere abgegeben, bemerkt habe, dass die Netzhaut des Frosches in frischem Zustande „intensiv purpurroth“ gefärbt sei.

Letztere Behauptung war irrig. H. Müller hatte schon längst vorher das Stäbchenroth in der Retina des Frosches erwähnt<sup>2</sup> und mir selbst war um die gleiche Zeit die Erscheinung wohl bekannt, gedenke<sup>3</sup> ihrer auch gelegentlich in einer Arbeit über den Schlammpeitzger, wo gesagt wird, die Stäbchen der Retina dieses Fisches seien einzeln liegend von vollkommen klarem wasserhellen Aussehen, in Masse beisammen aber zeigen sie eine gelbliche Farbe, beisetzend: „die Retinastäbchen mancher Reptilien (Frosch, Landsalamander) gewinnen unter gleichen Umständen einen röthlichen Schimmer“, welche Beobachtung ich zwei Jahre nachher wiederholte<sup>4</sup> und wieder einige Zeit darauf konnte ich zu *Cobitis*, *Rana* und *Salamandra* die Gattung *Pelobates* in gleicher Absicht reihen,<sup>5</sup> mit der ausdrücklichen Bemerkung, dass schon dem freien Auge die frische Retina des Frosches einen lebhaft rothen Atlasschimmer darbiete. In Vorlesungen sowohl, wie in mikroskopischen Cursen wurde dies Aussehen vorgezeigt, allerdings nur gegenüber den gang und gäben unrichtigen Angaben bezüglich der Farbe der frischen Retina. Physiologische Folgerungen glaubte ich nicht ziehen zu können. Doch schien es mir von Werth, damit auch aufzeigen zu können, welche Elemente sich in der Retina der Wirbelthiere und jener der Arthropoden entsprechen, worüber ich mich in der Festschrift zum Doctorjubiläum von C. E. v. Baer zusammenfassend geäußert habe.<sup>6</sup>

Zuletzt noch einmal auf den Gegenstand zurückkommend, habe ich meinen Antheil an der „Entdeckung“ der Stäbchenfarbe bezeichnet.<sup>7</sup> Nicht

<sup>1</sup> Boll, Zur Anatomie und Physiologie der Retina. *Monatsberichte d. Akademie der Wissenschaften*. Berlin 1876.

<sup>2</sup> Heinrich Müller, Untersuchungen über die Retina. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1851.



gut war es, dass mir die vorhin genannte Arbeit H. Müller's dabei aus dem Gedächtniss entfallen war. Andererseits konnte ich ältere Beobachtungen über das leuchtende Insectenauge in die Erinnerung zurückrufen, die in völlige Vergessenheit gesunken waren.

## II.

Anbelangend die Natur des Stäbchenrothes, so durfte sich zuerst der Gedanke regen, ob nicht das Roth eigentlich keine stoffliche Farbe sei, sondern auf Lichtbrechungsverhältnissen der Stäbchen beruhe. Doch musste sich bereits Boll, indem er diese Frage sich vorlegte, dahin entscheiden, dass man das Roth keineswegs für einen optischen Effect der Structur der Stäbchen zu nehmen habe, sondern es stelle eine der Substanz der Stäbchen „inhärente Eigenfarbe“<sup>1</sup> dar. Der „Atlasschimmer“, auf den ich wiederholt hinwies, wird hingegen wohl von dem Plättchenbau der Stäbchen bedingt sein. Diese Schichtenbildung an den Stäbchen der Wirbelthiere hat bekanntlich M. Schultze ins Einzelne verfolgt, insbesondere auch an den spindelförmigen Anschwellungen der Sehstäbe des Flusskrebsees und dabei hervorgehoben, dass ausser den gröberen Plättchen bei Käfern und Nachtschmetterlingen noch eine Zerlegung in „enorm feine Plättchen“ zugegen sei.

Durch die Untersuchungen von Kühne und Ewald,<sup>2</sup> dann auch von Krukenberg<sup>3</sup> ist dargethan worden, dass das Stäbchenroth durch Reagentien sich „extrahiren“ lässt: die Genannten waren im Stande, „Sehpurpurlösungen“ herzustellen und somit ist auch auf chemischem Wege gezeigt worden, dass das Roth wirklich ein diffuses Pigment sei. Zu Gunsten der Ansicht von Kühne, dass der „Sehpurpur“ als eine Abscheidung vom Epithel der Retina angesehen werden könne, so dass diese Zellenlage sich wie eine „purpurerzeugende Drüse“ verhalte, liesse sich an

---

<sup>1</sup> Vom hochgeschätzten Herrn Verfasser, der seit 1850 Mitarbeiter des Archives ist, ausdrücklich zur Beifügung einer Bemerkung ermächtigt, möchte ich Folgendes hervorheben: Boll hat es unentschieden gelassen, ob die Stäbchenfärbung auf optischen Effecten (Interferenz) oder auf der Gegenwart eines besonderen Farbstoffes beruht. Dass der Sehpurpur ein eigener Farbstoff sei, wurde von Kühne bewiesen, der einerseits zeigte, dass die Färbung der Stäbchen weder durch Druck, noch durch Quellung beeinflusst wird, somit von physikalischen Zuständen unabhängig ist und der andererseits

gewisse Fälle<sup>1</sup> erinnern, wo Färbungen des Integumentes in Form von abwechselbarem „Duft, Hauch oder Reif“ auftreten. Verglichen mit dem Stäbchenroth handelt es sich freilich dabei um Vorkommnisse im gröberen Maassstabe.

Nach Boll beeinflusst das Licht in hohem Grade die Stäbchenfarbe, die Netzhaut werde dadurch abgebleicht, doch stelle sich die Farbe, nachdem sie durch das ins Auge einfallende Licht verzehrt sei, in der Dunkelheit wieder her. Auch hierin könnte man etwas Aehnliches von dem sehen, was an dem „Duft, Reif, Hauch“ wahrnehmbar ist, welcher verloren gegangen, sich wieder zu erzeugen vermag.

Wenn auf das Stäbchenroth der Wirbelthiere in der That das Licht zerstörend einwirkt, so verdient hervorgehoben zu werden, dass das Rosenroth der Anschwellungen der Nervenstäbe bei Arthropoden in dieser Eigenschaft von dem der Wirbelthiere abweicht. Meine früheren Beobachtungen am Flusskrebs melden nicht, dass die Farbe durch Einwirkung des Lichtes schwindet, ich sah sie nur vergehen etwa bei Wasserzusatz. Nach Kühne bei eigens auf die Frage gerichteten Untersuchungen ist der „Stäbchenpurpur bei *Astacus* nicht lichtempfindlich“. Das Gleiche wird in sehr bestimmter Weise auch von Krukenberg bezüglich der Cephalopoden ausgesagt: die Stäbchen dieser Mollusken seien geradezu „sehr resistent“ gegen die Einwirkung des Lichtes. Auch machte der Genannte die Wahrnehmung, „dass grosse individuelle Schwankungen“ hinsichtlich des Vorkommens und der Stärke der Farbe beständen; selbst im Auge des lebenden Thieres sei die Farbe nicht bei allen gleich intensiv. An abgestorbenen Exemplaren ferner lasse sich in dem einen Thier nichts von der Stäbchenfarbe bemerken, bei anderen hingegen werde sie noch mehrere Tage nach dem Tode in ausgezeichneter Weise gesehen. Beim Eintrocknen der Retina auf einem Uhrglas oder einem Porzellanschälchen nehme die Farbe der Stäbchen erheblich ab, ohne jedoch ganz zu verschwinden.

### III.

Es ist wohl die allgemeinere Ansicht, dass das Stäbchenroth etwas für sich allein Dastehendes, der Retina ausschliesslich Eigenes sei und sonst nicht mehr im Organismus vorkomme. Ich bin seiner Zeit ebenfalls dieser Meinung gewesen und habe daher gedachte Färbung auch zur Stütze heran-

<sup>1</sup> Leydig, Allgemeine Bedeckungen der Amphibien. *Archiv für mikroskopische*

gezogen in dem Bestreben, die Nervenstäbe der Arthropoden den Stäbchen und Zapfen der Wirbelthiere gleichzustellen. Sehr bestimmt spricht sich in diesem Sinne z. B. auch Hickson<sup>1</sup> aus. Unterdessen ist mir aber doch zweifelhaft geworden, ob eine solche Sonderstellung dem Stäbchenroth zugesprochen werden kann und ob nicht vielmehr das diffuse, die Stabelemente durchdringende Pigment anderen diffusen Färbungen, sowohl der Hautdecke als auch innerer Theile des Thierkörpers könne angereicht werden, worüber ich mich schon anderwärts verbreitet habe.<sup>2</sup>

So sah ich im Stirnauge des Krebses *Argulus* ein diffuses blaues Pigment; und um zunächst beim Sehorgan zu bleiben, so lässt sich auch an eine Angabe von M. Schultze erinnern, der zu Folge die Krystallkegel bei manchen Tagschmetterlingen „diffus gelblich“ gefärbt seien. Die gelbe Färbung der Macula lutea, von mir am frischen menschlichen Auge untersucht, hatte sich gleichfalls von diffuser Art erwiesen.<sup>3</sup>

Weiterhin machte ich aufmerksam auf eine nur am frischen Thier vorkommende röthlichgelbe Farbe des Nervensystems eines Arthropoden, die abermals von diffuser Natur war.<sup>4</sup> Für verwandt hielt ich auch die rothe Farbe, welche den Nervencentren von *Paludina* eigen ist und hier beim Einschnneiden als rothe Flüssigkeit in Tropfenform herausquillt. Aus meiner Erfahrung konnte auch der gelbliche Anflug der Epidermiszellen von *Cobitis*,<sup>5</sup> sowie die gleiche Färbung der Epidermis und Lederhaut von *Balaena* und *Delphinus*<sup>6</sup> in Erinnerung gebracht werden, da sie nicht minder auf eben solchem Pigment beruht. Eine grüne Färbung gleicher Beschaffenheit hatte ich auch aus dem Integument von *Argulus* angezeigt.

Aus viel späterer Zeit gedenke ich eines diffusen Pigments, welches sich bei Mollusken findet und schon durch den Farbenton lebhaft an das Stäbchenroth der Retina gemahnt. Es fiel mir nämlich gelegentlich anderer Untersuchungen an *Ancyclus*<sup>7</sup> auf, dass die Skelet- oder Knorpelstücke des

<sup>1</sup> Sydney Hickson, The Eye and optic Tract of Insects. *Quart. Journ. Microsc. Soc.* 1885: „This substance is not known to occur anywhere in the animal body, but in the visual nerve-end cells.“

<sup>2</sup> Leydig, Pigmente der Hautdecke und Iris. *Phys.-med. Gesellschaft Würzburg* 1888.

<sup>3</sup> Derselbe, *Bau des thierischen Körpers*. 1864. S. 85.

<sup>4</sup> A. a. O. S. 218.

<sup>5</sup> Histologische Beobachtungen über den Schlammpeitzger. *Dies Archiv*. 1853.

<sup>6</sup> Leydig, Aeußere Bedeckungen der Säugethiere. *Dies Archiv*. 1859.

<sup>7</sup> Derselbe, *Zelle und Gewebe*. 1885. Es mag bemerkt werden, dass ich dort auch eine genauere Darstellung des histologischen Baues der Muskeln des Schlund-

Schlundkopfes „im frischen lebenden Thiere von schön rosenrother diffuser Farbe sind.“

Noch in höherem Grade, wegen Helle des Integuments, springt gedachte Erscheinung in die Augen an der Höhlenschnecke, *Hydrobia vitrea*. An dem einzigen lebenden Exemplar, welches ich in Händen hatte, erlosch das Rosenroth der Knorpel und der Muskulatur des Schlundkopfes nach dem Tode rasch und völlig. Wiedersheim und Fries, welche dem Thier ein mannigfaches Studium widmeten, machten die gleiche Erfahrung. Es wäre interessant zu wissen, ob an dem aus dem lebenden Thier herausgeschnittenen und ohne Wasserzusatz dem Vertrocknen ausgesetzten Schlundkopf auch die Farbe vergeht, zu welcher Bemerkung mich die Thatsache veranlasst, dass, wenn ich den aus der lebenden *Pahudina vivipara* entnommenen Schlundkopf auf ein trockenes Glasplättchen lege, das Licht auf die rothe Farbe keine zerstörende Wirkung ausübt, sondern das Roth sich Stunden lang hält, ja auch noch an dem völlig eingetrockneten Organ deutlich sichtbar bleibt.<sup>1</sup>

Beachtenswerth, wie mir dünkt, sind wohl auch gewisse, von mir angezeigte Erfahrungen, welche darthun, dass das flüssige Pigment durch Verdichtung seiner Substanz Verwandtschaft gewinnt zum „körnigen“ Pigment, in welcher Hinsicht besonders zwei häufige Käfergattungen, *Timarcha* und *Meloe*, belehrend werden. Hier hat das Nervensystem einen entschieden röthlichgelben Anstrich: am stärksten das Gehirn und die Ganglien, weniger die Commissuren und Nerven. Nur am frischen Thier ist dies zu sehen, bei Individuen, welche etwa in doppeltchromsaurer Kali-

<sup>1</sup> Ueber die „neuerdings fast berühmt gewordene“ Höhlenschnecke, *Hydrobia vitrea*, wolle man vergleichen: Leydig, Beiträge und Bemerkungen zur württembergischen Fauna, mit theilweisem Hinblick auf andere deutsche Gegenden. *Jahreshefte des Vereines für vaterländische Naturkunde in Württemberg*. 1871. — Derselbe, Gehörorgan der Gastropoden. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. VII. Gehörkapseln der *Hydrobia* mit nur einem einzigen grossen kugeligen Otolithen, von schön schaligem Bau und radiären Streifen. — Wiedersheim, Beiträge zur Kenntnis der württembergischen Höhlenfauna. *Physik.-medic. Gesellschaft Würzburg*. 1878. Schale, Rüssel, Tentakeln, das Thier nach dem Leben gezeichnet, mit dem „carminrothen Fleck“, Radula und Anderes. — Fries, stud. med. (gegenwärtig Director der Provinzialirrenanstalt bei Halle a./S.), Die Falkensteiner Höhle, ihre Fauna und Flora. *Jahreshefte des Vereines für vaterländische Naturkunde in Württemberg*. 1874. Ausser sonstigen interessanten Mittheilungen auch Biologisches und Anatomisches: Hautdimmerung, Form der Kalkablagerungen, Zoospermien, Borstenbesatz der Tentakeln u. s. w. — Weinland, Zur Weichthierfauna der schwäbischen Alb. *Ebenda*. Jahrgang 1876, auch mit Abbildung des Thieres nach dem Leben. Das von Wiedersheim gegebene Bild der lebenden Schnecke kann zeigen, wie lebhaft aus dem Inneren der rothe Fleck hervorsticht, wenn wir auch einräumen wollen, dass in der Lithographie das Roth etwas zu grell ausgefallen ist.

lösung gelegen hatten, war die gedachte Färbung völlig verschwunden. Ist nun letztere sehr intensiv, so sind in dem Flüssigen gelbe feine Körnchen aufgetreten, ja man unterscheidet mit aller Deutlichkeit einzelne oder in Gruppen beisammen liegende, gelbrothe Plättchen, im Profil Stäbchen, die durchaus wie Blutkrystalle sich ausnehmen; auch darf wohl angenommen werden, dass betreffende Färbung des Nervensystems ihre Quelle in dem stark röthlichgelben Blut des Thieres hat, weshalb auch der Farbstoff die übrigen Eingeweide durchdringt.<sup>1</sup>

Entsprechende Umwandlungen des diffusen Pigmentes in körniges sind mir noch da und dort zu Gesicht gekommen und namentlich zuletzt noch bei *Argulus*, allwo wie schon berührt im Stirnauge ein diffus blaues und im Integument ein ebensolches von grünlichem Ton zugegen ist. Es hat Interesse wahrzunehmen, dass diese Pigmente im Körper der Larve rein diffus sind und von da zum fertigen Thier in körniges übergehen.

Es ist wohl zulässig, das Herkommen der diffusen Pigmente allgemein in's Blut zu verlegen, selbst das Roth der Muskeln, obschon es als eine „vom Blut unabhängige Eigenfarbe“ gilt. Auch möchte dabei im Gedächtniss zu behalten sein, dass die Blutfarbe in zahlreichen Wirbellosen von Roth in Gelb übergeht, dann wieder in's Blaue, Grüne und Violette sticht. Und im Hinblick darauf, dass die Stäbchenfarbe vom Rothen in's Gelbliche und Grünliche sich abstufen kann, darf vielleicht noch eine von mir am lebenden *Lumbriculus variegatus* gemachte Beobachtung abermals eine Stelle finden: „Das in den Hauptgefäßen intensiv gelbrothe Blut nimmt in den peripherischen Gefäßen, namentlich wenn diese unter dem Druck des Deckglases etwas platt werden, einen unverkennbar grünlichen Ton an.“

#### IV.

Seit Boll aufgezeigt hat, dass durch Einwirkung des Lichtes das Stäbchenroth der Retina des Frosches gebleicht wird und daher im Leben gehörig beleuchtete Frösche eine farblose Netzhaut bekommen, will man

<sup>1</sup> Leydig, *Bau des thierischen Körpers*. 1864. S. 218. Es wird dort ferner (S. 219, Anmerkung) angeführt, dass an einer gut erhaltenen, aber ein halbes Jahr in Weingeist gelegenen *Timarcha tenebricosa* alle inneren Theile, die im Leben gelb sind, jetzt in gleicher Weise schwarz gefärbt sich zeigen, offenbar durch die umgewandelte Blutflüssigkeit. Nur die Fetttropfen waren von gelber Farbe geblieben; auch die Blutkrystalle hatten sich überall erhalten. — Es kann möglicher Weise

in dem „Sehpurpur“ die Licht percipirende Substanz erblicken. Der Erregungsvorgang des Sehens beruhe auf einem photographisch-chemischen Process.<sup>1</sup>

Untersuchungen nach dieser Richtung anzustellen liegt ausser meiner Sphäre und so lässt sich meinerseits nicht mit Sicherheit behaupten, ob die Verwandtschaft zwischen Stäbchenroth und den diffusen Pigmenten anderer Organe, wie ich solches von meinem Standpunkt aus, glaubte wahrscheinlich machen zu können, durchaus wirklich besteht. Aber immerhin ergeben sich aus dem Vorgebrachten schon jetzt mancherlei Bedenken gegen die bezeichnete Lehre von der Bedeutung des „Purpurs“ für den Sehvorgang. Dazu kommt noch, dass das Stäbchenroth auch fehlen kann, sowohl im Auge mancher Wirbelthiere, als auch bei Arthropoden, ja gerade in der Classe der Insecten ist doch das Wechselnde im Dasein oder Mangeln des „Sehpurpurs“ eine auffallende Thatsache, welche schlecht stimmt zu dem, was, der Annahme zu Folge, dieses Pigment leisten soll.

Hingegen vermag ich mich immer noch nicht von der Ansicht zu trennen, dass das Stäbchenroth bei einer gewissen Art des Augenleuchtens betheiligt ist, in welcher Beziehung ich auf meine seiner Zeit gegebenen Erörterungen hinweise.<sup>2</sup>

M. Schultze will zwar das Leuchten „auf die Plättchenstructur der Sehstäbe zurückführen“ und auch Andere scheinen mir nicht beitreten zu wollen, wie denn z. B. Exner<sup>3</sup> sagt: „Es läge freilich nahe, das Roth des wie glühende Kohlen leuchtenden Auges (*Sphinx convolvuli*) dem Sehpurpur in den Sehstäben zuzuschreiben und das Erblassen dann dem Ausbleichen des Farbstoffes in Folge der Lichtwirkung“; allein es sei ihm nicht gelungen, ein Ausbleichen des Farbstoffes auch in directem Sonnenlicht zu beobachten, auf welche Erscheinung er später von Neuem zurückkommt.

<sup>1</sup> Boll hatte die Bleichung isolirter Netzhäute dem Absterben zugeschrieben. Die entscheidenden Beobachtungen dafür, dass der Purpur in der Retina ausschliesslich durch Lichteinwirkung verschwindet, hat Kühne beigebracht. Diesem Forscher verdanken wir aber auch den durch anatomische Erwägungen und durch Versuche geführten Nachweis dafür, dass der Sehpurpur nicht als die das Licht ausschliesslich percipirende Substanz betrachtet werden darf. (Kühne, Ueber das Sehen ohne Sehpurpur in den *Untersuchungen des physiol. Institutes der Universität Heidelberg*. Bd. I. Hft. 2. Hier weist Kühne darauf hin, dass viele Vögel und Reptilien purpurfreie Netzhäute haben, dass die Zapfen ohne Ausnahme purpurfrei sind, dass die Sehstäbchen des Flusskrebes sehr purpurreich, aber gegen Lichteinwirkung wenig empfindlich sind, dass Frösche mit ausgebleichter Retina noch zu sehen vermögen u. A. m.) His.

<sup>2</sup> *Auge der Gliederthiere*. 1864. — Farbe der Retina und das Leuchten der Augen. *Archiv für Naturgeschichte*. 1877.

<sup>3</sup> Exner, *Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten*. 1891. S. 150 u. 153.

Zum Schlusse glaube ich noch einige Aufklärung geben zu können über ein „Leuchten“ des Insectenauges, welches mir früher weniger verständlich war.

In der Arbeit „Ueber Verbreitung der Thiere im Rhöngewirge und Mainthal mit Hinblick auf Eifel und Rheintal“<sup>1</sup> wird berichtet, dass die Augen eines von mir aufgegriffenen und dann seit Jahren in der Sammlung steckenden *Prionus faber* bei gewissem Lichteinfall einen lebhaft purpurnen Glanz, gewissermassen ein „Leuchten“, sehen lassen. Mit der Lupe und bei wechselnder Stellung sei wahrzunehmen, dass die Farbe in der grobgekörneltten Hornhaut sitze und sich nach der Grösse der einzelnen Punkte bis zu einem feurig Roth steigern könne. Die einzelnen Hornhautverdickungen seien es, von welchen die Erscheinung ausgehe. Am frisch eingefangenen Thier war nichts von dem „Leuchten“ vorhanden, das Auge vielmehr gleichmässig dunkel. Zur besseren Beurtheilung des Ganzen möchte ich noch an meine Angaben und Abbildung des Auges eines „grossen exotischen *Prionus*“ erinnern,<sup>2</sup> dessen Sehorgane „im strengen Sinne nicht facettirt genannt werden können, sondern eher in die Reihe der zusammengehäuften einfachen Augen aufzunehmen sind“. Und so lässt sich weiterhin anführen, dass diese Art des Leuchtens sehr schön auch an den einfachen oder Stirnagen trockener Hymenopteren hervortritt, z. B. bei *Anthidium manicatum*.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass das „Leuchten“ hier von Interferenz des Lichtes, bei Abwesenheit sonstigen Pigmentes, abzuleiten ist: die dicken Chitinschichten sind es, welche die hellpurpurrothe Färbung hervorrufen, was sich auch dadurch bestätigen lässt, dass man beim Durchmustern des Hautskelets verschiedener Insecten auf Körperstellen treffen kann, von denen eine gleich prächtige, weinrothe Färbung ausgeht. An den Tarsengliedern von *Blaps mortisaga*, um nur ein Beispiel zu nennen, erzeugen bei schräg durchgehendem Licht die Randvorsprünge das gleiche Bild dunkelweinrother (leuchtender) Punkte, wie es am Stirnauge etwa wieder von *Anthidium* die cuticulare, durchscheinende Linse thut.

<sup>1</sup> *Verhandlungen des naturhist. Vereines für Rheinland-Westfalen*. 1881.

<sup>2</sup> Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. *Dies Archiv*. 1855. S. 421. Taf. XVII. Fig. 20.

# Eine Kühl- und Wärmevorrichtung am Mikrotom für Paraffinschnitte.

Von

Dr. Hans Held.

---

Die lästige Abhängigkeit der Schnittconsistenz der verschiedenen Paraffinsorten von der Temperatur bildet einen Uebelstand der Paraffineinbettungsmethode in der mikroskopischen Technik, der Allen, die damit zu thun haben, hinreichend bekannt sein dürfte. Versuche, diesem abzuhelpen, haben mich schliesslich dazu geführt, eine Vorrichtung am Mikrotom zu construiren, die es gestattet, den zu schneidenden Paraffinblock auf einer bestimmten beabsichtigten Temperatur annähernd constant zu erhalten. Je nach dem beabsichtigten Erfolg stellt dieser Apparat, dessen praktische Verwerthbarkeit ich seit länger als einem Jahre ausprobiert habe, eine Kühl-, bezw. eine Wärmevorrichtung dar. Er besteht der Hauptsache nach aus einem aus Stahlblech gearbeiteten Hohlisch, der dauernd von Wasser einer bestimmten gewollten Temperatur durchflossen wird und dadurch einen Paraffinblock temperirt, der ihm als Kern eingegossen ist (Fig. 1). Auf der freien Fläche dieses Paraffinkerns wird dann das zu schneidende, in Paraffin eingebettete Gewebstück aufgeschmolzen. Zu diesem das Object tragende Hohlischchen kommt eine weitere Vorrichtung, welche aus dünnem Bleirohr von  $\frac{1}{2}$  cm Durchmesser gefertigt ist und nach Art einer zu vielen Windungen gelegten Schlange das Messer an der oberen, zum Theil auch an der unteren Seite und am Rücken umgiebt (Fig. 2). Bei dem breiten flachen Messer von Walb lässt sich ein derartiger Apparat leicht und fest anbringen. Zur Verringerung der Wärmeabgabe ist die Messerschlange an der freien Aussenseite von einem Asbestmantel umgeben. Durch verbindende nachgiebige Gummischläuche, welche die Bewegung des Messerschlittens beim Schneiden in keiner Weise beeinträchtigen, ist einmal diese Messerschlange mit dem Hohlisch, sowie



mit dem zuführenden Wasserleitungsrohr verbunden, während andererseits die zweite Oeffnung des Paraffintisches mit dem ableitenden Rohre verbunden ist (Fig. 3). Dadurch wird das Messer sowohl, wie das eingebettete Object auf annähernd gleiche Temperatur gebracht.

Durch Bleirohre von  $\frac{1}{2}$  cm Durchmesser ist dann diese ganze Einrichtung am Mikrotom (Schlange und Hohltsch) mit der Wasserleitung verbunden, so dass ein fortwährend fließender Strom die Kühlung übernimmt. Durch verschieden weites Oeffnen des zuführenden Hahnes lässt sich der Grad der Temperatur des Paraffinbeckens leicht reguliren gegenüber der Temperatur des Zimmers. Bei der schlechten Leitungsfähigkeit des Paraffins wird jedoch die Temperatur des Beckens nicht völlig auf diejenige des Kühlwassers herabgedrückt. Je nach der Höhe des Blockes bleibt eine Differenz von 1 bis 2° C. bestehen. Das Optimum niedriger

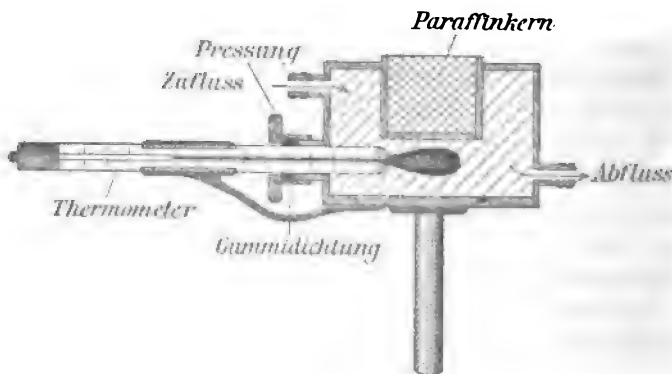


Fig. 1.

Temperaturen für Paraffine von 52° C. Schmelzpunkt liegt nun zur Herstellung feinsten Schnitte bis zu 1  $\mu$  Dünne ungefähr bei 14° C. Die Paraffine von diesem Schmelzpunkt sind jedoch nicht völlig gleichwerthig, so dass bei dem einen Stück etwas stärker gekühlt werden muss als bei dem anderen. Dieses bedingt ein Schwanken des Temperaturoptimums für feinste Schnitte von 13.5 bis 14.5°, eine Temperatur, die, abgesehen von den ganz heissen Monaten, bequem durch die Kühlfähigkeit des Leitungswassers erreicht werden kann, welche hier je nach der Jahreszeit zwischen 15 bis 12° C. ungefähr schwankt.

Für Paraffine von 56° C. Schmelzpunkt liegt das Optimum der Tem-

Durch entsprechendes Abdecken des Hahnes und Verringern der Stromgeschwindigkeit kann man leicht die Temperatur um  $2^{\circ}\text{C}$ . steigend machen, wodurch sich Schnittdicken bis zu  $15\mu$  gewinnen lassen, ohne dass ein Brüchigwerden des Schnittes erfolgt.

Die Durchkühlung eines frisch aufgeschmolzenen Blockes mit eingeschmolzenem Gewebstück von  $\frac{1}{2}\text{cm}$  Höhe ist ungefähr in 20 Minuten beendet.

Ein weiterer Vortheil der Herstellung feiner Paraffinschnitte bei herabgedrückter Temperatur besteht darin, dass die immerhin erfolgende Zusammendrückung der Schnitte beim Schneiden nachher durch Ankleben derselben auf den Objectträger mit erwärmtem Wasser um so leichter sich vollständig wieder ausgleichen kann, als die erzielte Schnittgrösse bei einer viel tieferen Temperatur erfolgte. Ich besitze so z. B. ungefähr  $1\mu$  feine Schnitte durch das Lumbalmark vom Rind, welche fast frei von jeder Zusammendrückung sind. Für die Herstellung so feiner Paraffinschnitte ist dann, abgesehen von der Grösse der Messerneigung zur Schnittebene, der Grad der Stellung der Messerschneide zum Paraffinblock nicht gleichgültig. Ich stimme hier mit Rawitz darin überein, dass eine schräge Messerstellung (ungefähr  $45^{\circ}$ ) eine wesentlich geringere Quetschung oder Zu-

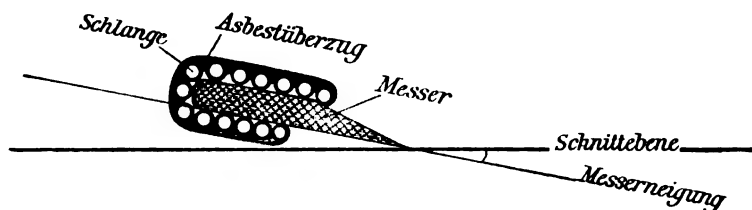


Fig. 2.

sammenpressung zur Folge hat. Die geringe Reibung des Schnittes am Messer lässt sich dann endlich weiter noch durch leichtes Blasen aus weiterer Entfernung gegen das Messer aufheben.

Durch diese besprochene Kühlvorrichtung wird es also möglich, auch im heissen Sommer und z. B. bei Zimmertemperaturen von  $25^{\circ}\text{C}$ . dünne Schnitte bis zu  $1.5\mu$  bequem von in  $52^{\circ}$  Paraffin eingebettetem Material anzufertigen. Dadurch erscheint der Uebelstand gehoben, welcher früher zur Umbettung in schwerer schmelzbare Paraffine zwang, oder bei weniger grossen Aenderungen in der Aussentemperatur eine Veränderung im Standpunkt des Mikrotoms, einen Umzug aus einem wärmeren in einen kühleren Raum bewirkte.

Andererseits ist es für die Herstellung grosser und dickerer Paraffinschnitte, z. B. durch die Köpfe grösserer Embryonen, durch ganze Gehirne

und andere Organe u. s. w. nothwendig, wenn man nicht fortwährend Umbettungen in weichere oder härtere Paraffine je nach der Aussentemperatur vornehmen will, die in Paraffine von  $52^{\circ}$  oder  $56^{\circ}$  Schmelzpunkt eingebetteten Objecte zu erwärmen. Dadurch muss es dann gelingen, ein Brechen der dickeren Schnitte zu vermeiden.

Die angegebene Kühlvorrichtung lässt sich dadurch in einfachster Weise in eine Wärmeverrichtung umändern, dass man eine geschlossene erwärmbare Nebenleitung aus Bleirohr, welche durch einen T-förmig gebohrten Hahn in die mit der Wasserleitung verbundene Hauptleitung zum Mikrotom aus- und eingeschaltet werden kann, anbringt. Diese Nebenleitung ist in Form einer grösseren Schlange construiert, welche in einem

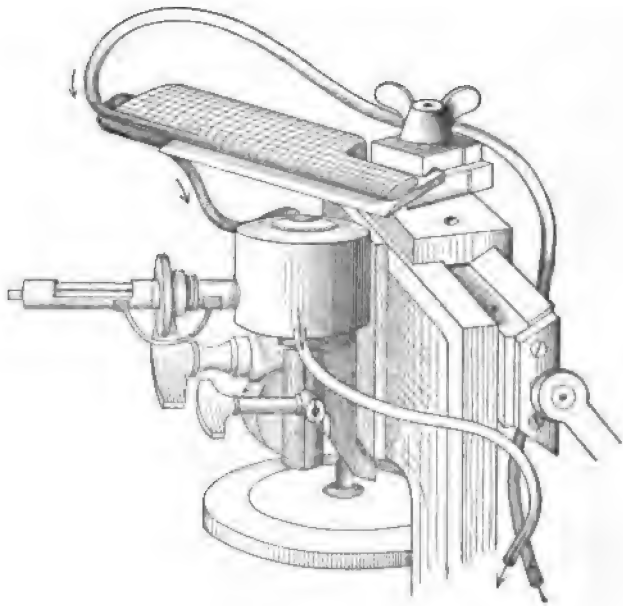


Fig. 3.

mit Paraffinum liquidum gefüllten, geschlossenen cylindrischen Gefäss aus Zinkblech liegt und durch Erwärmung desselben dass in ihr fließende

diejenige von 100  $\mu$  Stärke, ohne dass die Schnitte sich zusammenschieben oder brechen.

Die Bedeutung dieser ganzen Einrichtung am Mikrotom liegt also nach dem Vorstehenden darin, dass sie mehrere verschieden schwer schmelzbare Paraffinsorten überflüssig macht und dadurch das Umbetten eingebetteter Gewebsstücke je nach der Aussentemperatur und der geringeren oder grösseren gewollten Schnittdicke beseitigt. Es genügt die Einbettung des ganzen histologischen Materials in eine Paraffinsorte, z. B. in diejenige von 56° C., die dann bei Abkühlung auf die entsprechende angegebene Temperatur die Herstellung feinsten Schnitte erlaubt, bei Erwärmung aber jeder Zeit grössere Schnittdicken ohne Brüchigwerden oder Rollen der Schnitte zulässt.

---

## Zur Kenntniss der peripheren Gehörleitung.

Von

**Hans Held.**

(Hierzu Taf. XVI.)

Die periphere Gehörleitung, welche das in der Schnecke gelegene Sinnesorgan (Corti'sche Organ) mit dem Hirnstamm verbindet, wird von den aus dem Ganglion cochleare hervorgehenden Sinnesleitungen gebildet. Die hier vorhandenen bipolaren Nervenzellen sind es, welche, wie His zuerst gezeigt hat, periphere Fortsätze in's Corti'sche Organ und centrale Nervenfasern in graue Endkerne des Hirnstammes hineintreiben. Das Ende der peripheren Fortsätze dieser Ursprungszellen des Nervus cochlearis im Bereich der Haarzellen des Corti'schen Organes ist dann durch die weiteren Untersuchungen von Retzius und van Gehuchten, mit Hülfe der Golgi'schen Chromosmiumsilbermethode, bzw. der Methode der doppelten Imprägnation von Ramon y Cajal nachgewiesen, welche ein freies aufgezweigtes Ende dieser im Ganglion cochleare entsprungenen Fasern um den Leib der Haarzellen gezeigt haben.

Die Verästelungsweise der peripheren Hörnervenfasern im Umfang der Schneckenwindung, also vor Allem der von einer Faser durch Endverzweigung umfasste Bezirk von Sinneszellen des Corti'schen Organes, ist jedoch durch jene Untersuchungen noch nicht vollständig ermittelt worden. Und da meine folgenden Beobachtungen an Imprägnationspräparaten von reifen Kaninchenföten hierin etwas weiter reichen, wie die bisher vorliegenden, so sollen sie hier kurz mitgetheilt werden.

Was zunächst die Form der Endverzweigungen des Hörnerven im Corti'schen Organ anbetrifft, so können meine Beobachtungen am Kaninchenfötus diejenigen von Retzius am Hühnchen und an der Maus

bestätigen, da sie hier eine freie Endigung der aus einer Faser durch wiederholte Theilung entstandenen Endfäserchen zeigen, welche zwischen den Haarzellen emporsteigen und dieselben dann mehr oder weniger dicht gedrängt umgreifen. Für die Ansicht von Ayers, dass der Hörnerv in den Haarzellen selber entspringt, analog dem Verhältniss zwischen Riechzelle und Riechnerv, habe ich ebenfalls keine Anhaltspunkte gewinnen können. Vielleicht ist die präventiöse Auffassung von Ayers bezüglich seiner Imprägnationen darauf zurückzuführen, dass er Haarzellen des Corti'schen Organes zusammen mit einzelnen Fäserchen des pericellulären Endkorbes gefärbt erhalten hat, und so zu dem immerhin kritiklosen Schluss gekommen ist, dass die Haarzellen die wahren Ursprungszellen des Axencylinders des Hörnerven wären.

Eine weitere Frage ist nur die, wie eng die Aneinanderfügung der in's Corti'sche Organ zu gewisser embryonaler Zeit eindringenden Axencylinder des Hörnerven an das Protoplasma der Haarzellen sind. Die Imprägnationen, die Ayers erhalten hat, und die auch zum Theil Retzius<sup>1</sup> vorgelegen haben, zeigen wenigstens, dass die pericellulären Endverzweigungen des Hörnerven zusammen mit den Haarzellen gefärbt worden sind. Die Aufgabe feinerer histologischer Beobachtungen wird es demnach sein, die Form der Verbindung zwischen Axencylinderendprotoplasma und Haarzellen klarzulegen, was durch die Imprägnationsmethoden von Golgi nicht entschieden werden kann, und also am erwachsenen Thiere zu zeigen, ob eine freie Endigung der Nervenfäserchen im Umkreis der Haarzellen noch fortbesteht oder ob ein festerer Zusammenschluss eingetreten ist.

### Nervenzellen des Ganglion spirale.

Meine Beobachtungen über die Form der bipolaren Ursprungszellen des Hörnerven im Ganglion spirale bezüglich der Verzweigung ihres peripheren Fortsatzes (Fig. 1) zeigen zum Unterschied von den ersten Publicationen von Retzius<sup>2</sup> eine grössere Ausbreitung divergirender Theiläste, die also nicht mehr eine rein radiale Beziehung zu entsprechenden Abschnitten des Sinnesepithels giebt, sondern bereits grössere Sektoren desselben umfasst. Die neueren Untersuchungen von Retzius<sup>3</sup> dagegen zeigen bereits Formen der bipolaren Cochleariszellen bei 2<sup>cm</sup> langen Embryonen

<sup>1</sup> *Biologische Untersuchungen*. Neue Folge V. Taf. XVII. Fig. 1.

<sup>2</sup> *Ebenda*. III. Taf. XI, XII und aus V. *Weiteres über die Endigungsweise*

von *Mus decumanus*, welche eine divergirende Verästelung ihrer Fortsätze im Umfang der Schneckenwindung bedingen müssen. Ihre weiteren Endverzweigungen im Umfang des Sinnesepithels des Schneckenganges lassen die Abbildungen von Retzius auf Taf. XXIV noch nicht erkennen; ihre noch fortwachsenden Enden sind nach ihm noch nicht in's Epithel eingedrungen. Die in Folge ihrer ausgiebigen, peripher gerichteten Verästelung multipolar erscheinenden Zellen fasst Retzius als Entwicklungsformen zur bipolaren definitiven Zellform auf und erblickt weiter in den peripher verzweigten Aesten Analoga zu Dendriten, im Sinne der von Ramon y Cajal behaupteten Dendritennatur der peripheren Aeste bei dem Spinalzellentypus.

Auf den mir vorliegenden Schnitten, welche horizontal durch die Schneckenwindungen beim reifen Kaninchenfötus gelegt wurden, zeigen die peripheren Fortsätze der Cochleariszellen (s. Taf. XVI, Zellen *c*, *g*, *i*, *f*) zahlreiche und starke divergirende Theiläste, welche zum Theil bis in das Sinnesepithel zu verfolgen waren. Sie kreuzen sich hierbei (*x*) mit aus den anderen Bezirken des Ganglion stammenden Fasern, mit denen sie aber zum Theil denselben Bezirk von Haarzellen (*a*) endend umfassen. Wie Taf. XVI weiter zeigt, erfolgt die Auflösung des peripheren Fortsatzes der Ganglienzellen in verschieden weiter Entfernung vom Zellkörper; bei den mehr innen in der Ganglienmasse gelegenen Zellen (*g*, *h*, *i*, *k* rechts auf d. Tafel), die also weiter vom Sinnesepithel des Schneckenganges abliegen, erscheint in Folge dessen ein ausgeprägter bipolarer Typus mit weiter von der Zelle erst erfolgender Auflösung seines peripheren Fortsatzes zum Unterschied von den ersten Zellformen, deren periphere Endverzweigung bereits dicht an dem Zellleib einsetzt und allerdings dadurch an eine dendritische Bildung erinnert. Der von den Zellen *c* und *i* umfasste Bezirk von Haarzellen scheint einem relativ kleinen Sector einer Schneckenwindung anzugehören. Die anderen Nervenzellen werden mit umfangreicheren Endgebieten des Corti'schen Organes, wie weiter unten noch gezeigt werden soll, verbunden sein.

Was zunächst die Frage anlangt, ob die peripheren Fortsätze der Nervenzellen vom Spinalzellentypus, also hier diejenigen der Cochleariszellen des Ganglion spirale, Dendriten sind oder nicht, so scheint mir, dass ihre morphologische Gestaltung, auf welcher hauptsächlich die Ramon y Cajal'sche Theorie fusst, nicht sicher solche Natur begründen kann, zumal wenn noch Entwicklungsformen vorliegen. In anderen Fällen, wo umgekehrte Verhältnisse vorzuliegen schienen, ist der Erfolg solcher Schematisirungen und Theorien nicht ausgeblieben. So sollten die oberflächlich in der grauen Grosshirnrinde gelegenen sogenannten Cajal'schen Zellen nur Axencylinderfortsätze und zwar eine Menge derselben haben.

Von den Cajal'schen Zellen der Grosshirnrinde hat nun aber neuerdings E. Veratti<sup>1</sup> nachgewiesen, dass die angeblichen Axencylinderfortsätze Dendriten sind, während nur einer von allen den Zellfortsätzen die Bedeutung eines wirklichen Axencylinders besitzt. Nach dem heutigen Standpunkte kann als verlässliches Kriterium über die Bedeutung eines Nervenzellenfortsatzes als eines Axencylinderfortsatzes nur gelten, ob derselbe die feinere Structur eines solchen sowie den bestimmten Verästelungsmodus zeigt und eventuell später markhaltig wird oder nicht. Denn dass Dendriten Markscheiden haben oder bekommen, ist bisher nicht beobachtet worden. Von den peripheren Fortsätzen der Cochleariszellen steht nun dagegen bis jetzt fest, dass sie Markhüllen später zeigen. Und aus diesem Grunde gerade glaube ich, dass man von ihnen nicht als Dendriten, sondern als von peripheren Axencylinderfortsätzen der Cochleariszellen sprechen muss. Diese lassen nun, bevor sie mit Endverzweigungen gröberer Art in das Sinnesepithel des Ductus cochlearis eindringen und schliesslich mit feineren Verästelungen an den Haarzellen enden, Nervenfasern abzweigen, welche im Bereich des Ganglion spirale ringförmig verlaufen.

### Ringplexus des Ganglion cochleare.

Unter dieser Bezeichnung will ich Nervenfaserrzüge zusammenfassen, die zuerst wohl von Kölliker<sup>2</sup> beschrieben und dann weiter von Böttcher<sup>3</sup> beachtet worden sind.

Es handelt sich hierbei um Nervenfasern, welche in verschiedener Tiefe und sowohl an der äusseren, wie inneren Fläche des Ganglion cochleare spiralig verlaufen. Bei Ayers<sup>4</sup> und hier nur angedeutet und in wenig umfassender Weise sind einige Angaben über das Vorkommen von Ringfasern im Ganglion spirale zu finden, aber ohne Bezug auf jene älteren Angaben, so dass diese etwas der Vergessenheit anheimgefallen zu sein scheinen. Die Ayers'schen Abbildungen zeigen aber wenig Genaues über die Herkunft der Ringfasern, seine Aus-

<sup>1</sup> E. Veratti, Ueber einige Structureigenthümlichkeiten der Hirnrinde bei den Säugethieren. *Anatomischer Anzeiger*. 1897. Nr. 14.

<sup>2</sup> Kölliker, *Mikroskopische Anatomie*. II, 2. Leipzig 1854.

<sup>3</sup> Böttcher, 1. Observations microscopiques de relations entre les nerfs et le cochleare



einandersetzungen führen dieselben auf abgeleitete Radialfasern hauptsächlich zurück, während seine Angaben über Collateralenbildung zutreffender sind. Kölliker<sup>1</sup> gab damals Folgendes an: „Die einzige Ergänzung, die ich hier (Beobachtungen von Corti über die *Habenula ganglionaris*) geben kann, ist die, dass gerade da, wo die Nervenzellen liegen, alle aus dem Modiolus in die knöcherne Zone eingetretenen Nervenstämmen durch quere Anastomosen zusammenhängen (Fig. 434a), so dass hierdurch die ganze Lamina spiralis herauf ein mächtiger Zug von Fasern sich bildet, die dem Rande der Zona ossea parallel verlaufen. Aus diesem die Ganglienzellen einschliessenden Plexus kommen dann wieder gerade Bündel hervor, die, wie oben geschildert, anastomosiren, jedoch nicht die directe Fortsetzung der aus der Spindel hervortretenden Stämme sind. Die Ganglienzellen, die ihre Zellmembran und kernhaltige Scheide haben, fand auch ich bisher nur bipolar, doch kann ich nicht behaupten, dass dieselben die Fortsätze nur nach der Spindel und dem Rande der Zona ossea zuwenden, wie Corti angiebt, was mir auch, da dieselben in einem Plexus mit radiär und transversal verlaufenden Nervenfasern liegen, nicht einmal wahrscheinlich ist.“ Die ausführlicheren weiteren Beobachtungen von Böttcher<sup>2</sup> geben über diese querverlaufenden Nervenfasern im Bereich der *Habenula ganglionaris* Folgendes an: „Man findet dieselben schon vor der *Habenula ganglionaris* und hier entstehen sie dadurch, dass die Fasern der aus dem Modiolus tretenden Nervenbündel nicht alle direct zur Peripherie strebend in die Ganglienkette übergehen, sondern zum Theil bogenförmig sich umbiegend einen diesem parallelen Verlauf einschlagen (Fig. 2a auf Taf. V). Ebenso entstehen ähnliche, jedoch meist breitere Nervenfaszikel (b) an der äusseren Seite der *Habenula ganglionaris*, indem hier wiederum ein Theil der austretenden Fasern sich nach oben und unten wendet, um die Windungen mitzumachen. Dieses Verhältniss wiederholt sich denn auch weiter gegen die Peripherie hin, wo indess nur viel schmalere Nervenbündel den bezeichneten Weg einschlagen, um die gerade verlaufenden Fasern zu kreuzen (c).“ „Mir scheint es durchaus nicht unwahrscheinlich, dass diese spiralen Fasern früher oder später dem freien Rande des knöchernen Spiralblattes sich wieder zuwenden, um dann gemeinschaftlich mit den übrigen Nerven durch die Oeffnungen der *Habenula perforata* in den Schneckenkanal zu treten.“ Eine weitere Abbildung über einen aussen

Nach meinen Beobachtungen am Kaninchenfötus bildet der Ringplexus des Ganglion spirale verschiedene Lagen spiralg verlaufender Nervenfasern in der ganzen Dicke des Ganglion, von denen also (Fig. 2) äussere (der Laminallis spiralis zuliegende), innere (der Schneckenaxe zugekehrte) und verschiedene mittlere Plexus unterschieden werden müssen. Ueber ihre Mächtigkeit lassen die von mir erzielten Färbungen kein Urtheil zu, weil unvollständige Imprägnationen sich nicht ausschliessen lassen, weshalb ich auch weiter nicht angeben kann, ob der hier abgebildete innere

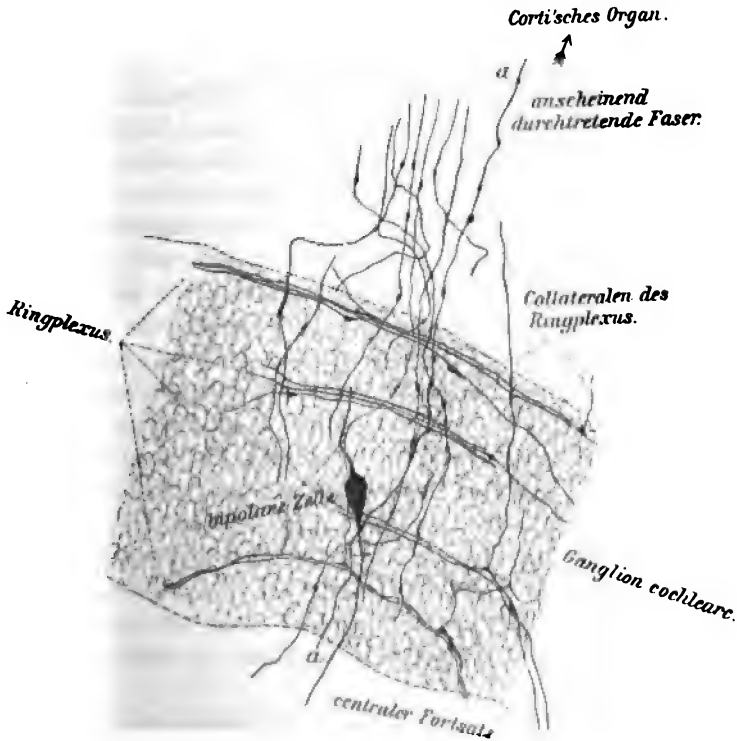


Fig. 2.

Faserzug der innerste Plexus des Ganglions ist und somit dem von Böttcher in Fig. 2, Taf. V mit  $\alpha$  bezeichneten entspricht. Von diesen Ringfasern entspringen Collateralen (Fig. 2), welche in der Richtung zum Corti'schen Organ hinziehen und, wie theilweise zu beobachten war, in den Ductus cochlearis eindringen, in dem sie nicht weiter verfolgt werden konnten. Die Enden dieser Ringfasern erscheinen als umbiegende Fasern, welche in den Ductus cochlearis eindringen und bis

zu den Haarzellen gelangen (Taf. XVI *yy*), wodurch also die Vermuthung Böttcher's sich bewahrheitet.

Woher kommen diese Ringfasern des Ganglions?

Sie sind nach meinen bisherigen Beobachtungen Collateralen der peripheren Fortsätze der Cochleariszellen (Taf. XVI *z* und Zelle *f*), welche in verschiedener Zahl und Entfernung vom Zelleib und oft nach beiden Seiten hin abgegeben werden (Zelle *g* auf Taf. XVI), wozu ich ferner auf die Abbildungen von Retzius<sup>1</sup> hinweise. Die Länge dieser Collateralen scheint ausserordentlich zu schwanken; bei der Zelle *c* und *i* erscheinen die am weitesten divergirenden Theiläste des peripheren Fortsatzes nur auf kurze Strecke als Antheile des äusseren Ringplexus; weiter reichen bereits diejenigen der Zelle *f*, deren Enden jedoch nicht festgestellt werden konnten. Einen sehr weiten und etwas unregelmässigen Bogen beschreibt die mit *b*<sub>3</sub> bezeichnete Faser, deren Ursprung nicht zu beobachten ist. Sie kommt aus einem durch Niederschläge etwas verdeckten Haufen von Nervenzellen heraus und biegt nach einem ungefähr  $\frac{1}{4}$  einer Schneckenwindung umfassenden Verlauf bei *yy* in die Richtung zum Corti'schen Organ um, um sich dann nochmals in drei Aeste zu spalten, von denen zwei in den Schneckengang eintreten, während der dritte als Ringfaser des Ganglions weiter zieht. In die gleiche Gruppe weiter im Umfang der Lamina spiralis und dadurch des Corti'schen Organes schliesslich verzweigter Nervenfasern gehören endlich die auf Taf. XVI mit *b*<sub>1</sub> und *b*<sub>2</sub> bezeichneten Fasern, welche in dem Bündel *b* laufen. Ihr Ursprung liegt wohl nicht in einer unimprägnirt gebliebenen Nervenzelle der angeschnittenen Windungshöhe, sondern muss in tiefere Abschnitte des Ganglion spirale verlegt werden. Das Ende der Faser *b*<sub>1</sub> im Corti'schen Organe konnte auf demselben Schnitt festgestellt werden (Faserbezirk *b*<sub>1</sub>). Der Faserbezirk *b*<sub>2</sub> ist in Wirklichkeit noch etwas grösser, da das Ende der am weitesten nach rechts in der Abbildung verlaufenden Ringfaser (*r*) nicht mehr mit angeschnitten ist.

Durch diese beschriebene Vertheilung weit verzweigter peripherer Fortsätze gewisser Cochleariszellen im Corti'schen Organ, die zunächst also durch die Bildung von Ringplexus im Bereich des Ganglion spirale selber bedingt ist und weiter durch aus diesen umbiegende Fasern wie durch abgegebene Collateralen zum Sinnesepithel des Schneckenorgans vermittelt wird, ist eine anatomische Einrichtung im Gehörorgan vorhanden, welche eine grössere oder kleinere Summe von Haarzellen, die an weiter von einander entfernten Abschnitten einer Schneckenwindung liegen, mit einer Ganglienzelle des Ganglion spirale

<sup>1</sup> *Biologische Untersuchungen*. IV. Taf. XXIV.

verbindet. Und damit müssen die von diesen übertragenen Reizungen, welche also je nach der Stellung und Vertheilung dieser Haarzellencomplexe auf dem Umfang der Windung einer grösseren oder geringeren Summe verschieden hoher Schwingungen nach der Helmholtz'schen Theorie entsprechen, in eine Ganglienzelle zusammengeleitet und durch den einen aus ihr entspringenden centralen Axencylinderfortsatz in's Gehirn weitergeleitet werden.

Neben diesem complicirteren Ringsystem der Schnecke (abgesehen von dem System der Spiralfasern des Corti'schen Organes selber) scheinen noch einfachere Anordnungen der leitenden nervösen Elemente vorhanden zu sein, wie aus den vorliegenden Untersuchungen von Retzius sich ergibt.

Die Abbildungen von Retzius<sup>1</sup> (von 4-, 5<sup>1</sup>/<sub>2</sub>- und 7tägigen Mäusejungen) zeigen bereits, dass im Bereich der Lamina spiralis verzweigte Nervenfasern vorkommen (Figg. 3 und 5 zum Unterschied von Fig. 1, welche die Anordnung eines reinen Radiärsystems giebt, das von den peripheren und centralen Fortsätzen bipolarer Nervenzellen gebildet wird). Seine Fig. 3 zeigt ausserdem zwei ringförmig verlaufende Fasern, von denen die eine eine sich vielfach verzweigende Collaterale zum Corti'schen Organ abgiebt, während die andere in zwei eben dahin ziehende stärkere Endäste sich gabelt. Ueber die Herkunft dieser Fasern u. s. w. hat sich Retzius nicht weiter geäußert.

Eine Sinnesleitung einfachster Art zwischen dem Corti'schen Organ und dem Hirnstamm stellt das von Retzius mit Hülfe der Golgi'schen Silbermethode zuerst nachgewiesene System vor, das sich bezüglich der Einschaltung der Nervenzellen mit den älteren Anschauungen von Corti u. s. w. deckt und das man wegen seiner fast radiären Anordnung zwischen Schneckenaxe und gewundenem Sinnesepithel als radiäres System der Schnecke bezeichnen kann. Die Retzius'sche Fig. 1 auf Taf. XII<sup>2</sup> zeigt am besten bisher das Vorhandensein desselben und seine Anordnung. Ihm dürfte das beim Kaninchen entsprechen, was ich auf Fig. 3 abgebildet habe und was wohl in Folge ausgebliebener Imprägnation der Ganglienzellen des Ganglion spirale hier durch Zellen nicht unterbrochen zu sein scheint. Denn es waren an dieser Stelle die ganze Dicke des Ganglion durchziehende Fasern nicht zu beobachten, so dass also nur einmal die centralen und andererseits die peripheren Nervenfortsätze der bipolaren Cochleariszellen allein imprägnirt worden sind. Auf der einem anderen Schneckenschnitt entnommenen Fig. 2 dagegen ist eine Faser ( $\alpha$ ) abgebildet, die durch das ganze Ganglion hindurch reicht. Sollte sich die Beobachtung im weiteren Umfang bestätigen,

<sup>1</sup> *Biologische Untersuchungen*, III. Taf. XII. Figg. 1, 3 u. 5.

<sup>2</sup> *Ebenda*.

so dass die Möglichkeit einer abirrenden, im Ganglion spirale entsprungenen Faser ausgeschlossen werden kann, so wäre damit die Existenz einer centrifugalen, vom Hirnstamm zum Corti'schen Organ führenden Leitung erwiesen, welche bereits jetzt durch diese Beobachtung zusammen mit denjenigen von Sala<sup>1</sup> wahrscheinlich gemacht ist, welche ein Uebergehen von Collateralen der Axencylinderfortsätze der Nervenzellen im vorderen Acusticus-kern in den Stamm des Nervus cochlearis selber gezeigt haben.

Es fragt sich nun in erster Linie weiter, ob auch jenes Radiärsystem der Schnecke in der einfachen Weise und Anordnung bleibt bei der weiteren

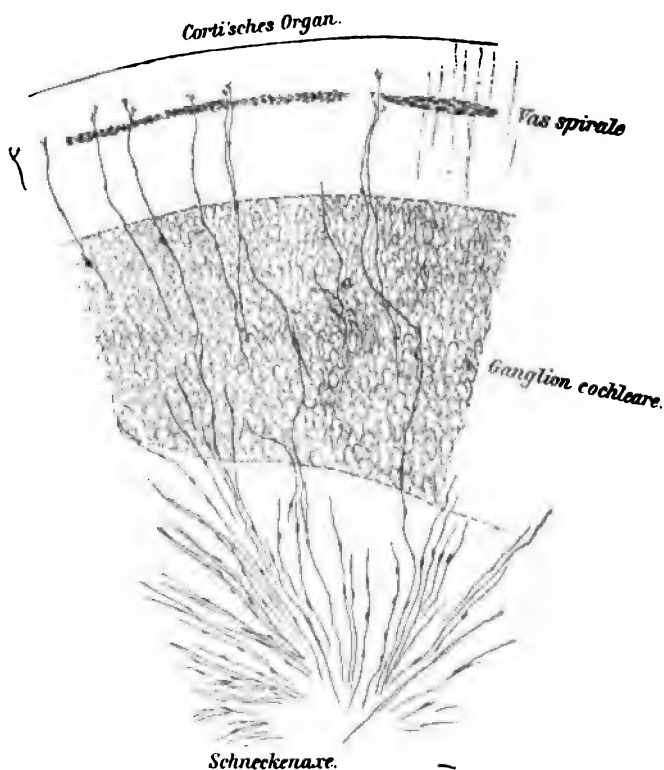


Fig. 8.

Entwicklung zum ausgebildeten Gehörorgan, wie es die Retzius'sche Fig. 1, Taf. XII<sup>2</sup> beim 4tägigen Mäusejungen zeigt. Nach den Beobachtungen von Retzius an älteren ( $5\frac{1}{2}$ -, 7- und 10tägigen) Mäusejungen

dass kürzere und längere Seitenäste im Bereich des Corti'schen Organes selber sich ausbilden.

Durch die erst im Sinnesepithel erfolgende spiralige Ausbreitung dieser Nervenfasern wird also wiederum das bewirkt, was auch bei dem ersten System (dem Ringplexus des Ganglion spirale) schon in weiterem Abstand vom Schneckengang erfolgt, die Verbindung einer gewissen Summe von Haarzellen mit dem einen peripheren Fortsatz einer Cochleariszelle. Ob die Grösse der spiraligen Verzweigung, die z. B. bei der Faser  $b_2$  durch Ringplexusbildung im Ganglion oder bei der mit  $b_3$  bezeichneten mindestens  $\frac{1}{4}$  Schneckewindung umfasst, auch von dieser zweiten Gruppe erreicht wird, wie weit also speciell die Spiralfasern des Corti'schen Organes schliesslich beim erwachsenen Thier reichen, ist noch unentschieden.

Mit den vorstehenden Angaben und Ausführungen stimmen nun insofern nicht ohne Weiteres die einfachen Verhältnisse überein, welche der Helmholtz'schen Theorie von den Tonempfindungen zu Grunde liegen, als die Verbindungsweise von Nervenfasern mit Haarzellen sich viel complicirter erweist. Die Zerlegung der Schallwellen geschieht nach Helmholtz im Gehörorgan durch anatomische Einrichtungen, welche die Erscheinungen des Mitschwingens geben. Die verschiedenen langen Saiten der Membrana basilaris, deren Länge von der Basis bis zur Spitze der  $2\frac{1}{2}$  mal gewundenen Schnecke zunimmt und die auf jeder von ihnen aufgebauten Pfeilerzellen mit den weiter diesen angefügten Haarzellen zeigen die Bedingungen eines solchen Apparates. Die Verbindungsweise der Haarzellen mit dem System des Hörnerven giebt dann endlich die Uebertragung der Reize in's Nervensystem.

Von folgendem Modus in ihrer Anordnung geht Helmholtz<sup>1</sup> aus:

„Könnten wir nun jede Saite eines Claviers mit einer Nervenfasern verbinden, dass die Nervenfasern erregt würde und empfände, so oft die Saite in Bewegung gerieth, so würde in der That genau so, wie es im Ohre wirklich der Fall ist, jeder Klang, der das Instrument trifft, eine Reihe von Empfindungen erregen, genau entsprechend den pendelartigen Schwingungen, in welche die ursprüngliche Luftbewegung zu zerlegen wäre; und somit würde die Existenz jedes einzelnen Obertones genau ebenso wahrgenommen werden, wie es vom Ohre wirklich geschieht. Die Empfindungen verschieden hoher Töne würden unter diesen Umständen verschiedenen Nervenfasern zufallen, und daher ganz getrennt und unabhängig von einander zu Stande kommen. Nun lassen in der That die neuere Entdeckungen der

Ohre ähnliche Einrichtungen vorhanden seien, wie wir sie uns eben erdacht haben. Es findet sich nämlich das Ende jeder Nervenfasers des Gehörnerven verbunden mit kleinen elastischen Theilen, von denen wir annehmen müssen, dass sie durch die Schallwellen in Mitschwingung versetzt werden.“

Dieser von Helmholtz seiner Theorie zu Grunde gelegte Modus der Hörnervenausbreitung trifft nun nach den obigen anatomischen Beobachtungen und Ausführungen in sofern nicht mehr zu, als eine Nervenfasers, der periphere Fortsatz der bipolaren Cochleariszellen, durch vielseitige Verzweigung mit mehreren im Umfang des Sinnesepithels vertheilten Haarzellen, die also je nach ihrer Entfernung auf verschiedenen langen Corti'schen Saiten der Basilarmembran stehen, zusammenhängt. Somit können verschieden hohe Töne dieselbe eine Nervenfasers erregen.

Wenn aber bei dieser Vertheilung der Nervenfasern und ihrer feineren Verzweigung im Corti'schen Organ zu erklären bleibt, weshalb denn geringe Tonunterschiede trotzdem empfunden und also zusammengesetzte Klänge analysirt werden können, so würde solche Schwierigkeit dadurch lösbar werden, dass im Gehörorgan eine Vertheilung verzweigter Nervenfasern in der ganzen Haarzellenreihe nach dem Princip von verschiedenen Combinationen besteht. Es würde somit in gleicher Weise, wie es Bethe<sup>1</sup> von den Nervenbügeln der Froschzunge nachgewiesen hat, hier eine Localisirung des Reizes, also ein Empfinden einer bestimmten Tonhöhe, dadurch bedingt sein, dass die einzelnen, neben einander stehenden Haarzellen von verschiedenen Combinationen von Nervenfaserverzweigungen umgeben werden.

<sup>1</sup> A. Bethe, Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des Frosches. *Arch. f. mikrosk. Anatomie.* 1895.

# Ueber die Lymphbahnen des Herzens.

Von

**Gunnar Nyström,**

Assistent an der histologischen Anstalt zu Stockholm.

(Aus der histologischen Anstalt des Carolinischen medico-chirurg. Instituts in Stockholm.)

(Hierzu Taf. XVII.)

Die Lymphbahnen des Herzens sind schon seit lange studirt worden. Aber die Arbeiten, welche auf diesem Gebiete ausgeführt worden sind, haben fast alle den Charakter, entweder im Ganzen oder in einzelnen Partien unvollständig oder mit einander nicht übereinstimmend zu sein. Eine kurze Uebersicht der Litteratur wird uns dieses zeigen.

In einer Arbeit vom Jahre 1787, *Vasorum lymphaticorum corporis humani historia et ichnographia*, citirt Mascagni einige ältere Autoren, Rudbeck, Nuck und Cassebohm, als die ersten, welche Lymphgefäße in dem Herzen nachgewiesen haben. Selbst bestätigt er die Angaben derselben; aber die Untersuchungen, welche von allen diesen Forschern ausgeführt worden sind, betreffen nur die Lymphnetze und Lymphstämme der Oberfläche des Herzens.

Die Arbeit von Cruikshank (1789) über die Lymphgefäße des menschlichen Körpers enthält, was das Herz betrifft, nur wenig neue Angaben.

In unserem Jahrhundert finden wir noch um die Mitte desselben nur Erwähnungen dieser oberflächlichen Lymphnetze (Gurlt und Teichmann).

Leyh scheint der erste gewesen zu sein, der über tiefere Lymphgefäße, im Myocardium entspringend, berichtet hat. Er beschreibt auch den Verlauf der grösseren ausführenden Stämme zu den Lymphknoten der Mediastinalgegend.

Luschka erweitert diese Untersuchungen über die Lymphbahnen des Myocardiums, von denen er angiebt, dass sie zahlreiche Gefässnetze bilden,



welche in den Furchen oder am Apex cordis an die Oberfläche treten, um sich hier in die vorher beschriebenen Lymphgefässe zu ergiessen.

Auch das viscerele Pericardium ist hier als lymphgefässführend erwähnt.

Eberth und Belajeff geben an, dass, wie auch wir gesehen haben, früher hauptsächlich nur die oberflächlichen Saugadern des Herzens der Gegenstand einer mehr sorgfältigen Untersuchung gewesen sind. In der Beschreibung aber, die sie selbst über die Lymphbahnen des Herzens geben, fertigen sie das tiefere Gebiet, das Myocardium, sehr kurz mit der Angabe ab, dass es arm an Lymphbahnen sei. Die Lymphbahnen der Hüllen des Herzens, des Peri- und Endocardiums, werden von ihnen dagegen genau beschrieben.

Henle zeigt in seiner Gefässlehre, dass sich die Muskelfasern des Herzfleisches zu Bündeln vereinigen. Diese Bündel haben die Form parallel mit einander die Herzwand durchsetzender Lamellen, welche zahlreiche Anastomosen bilden. Nach Schweigger-Seidel bilden die Spalträume, die zwischen diesen Lamellen entstehen, die Lymphbahnen des Myocardiums, und diese sind also der Angabe Eberth's und Belajeff's gegenüber, sehr zahlreich. Das Herzfleisch wird demgemäss von Henle und Schweigger-Seidel als ein „lymphatischer Schwamm“ aufgefasst, dessen Gerüst aus den secundären Muskelbündeln besteht.

Wedl beschreibt nur die Lymphgefässe der äusseren und der inneren Oberfläche des Herzens beim Hunde, Pferde, Schaf und Menschen.

Skwartzoff machte mittelst der Einstichmethode Injectionen in den Muskel und in die Hüllen des Herzens. Das Pericardium soll ein sehr dichtes Lymphgefässnetz haben. Im Endocardium konnte er dagegen keine Lymphgefässe nachweisen. Im Herzmuskel selbst verlaufen solche Gefässe in den oben beschriebenen intermuscularen Spalträumen Henle's; dieselben ergiessen sich in das oberflächliche Netz unter dem Pericardium. In den Vorhöfen gelang es ihm nicht, irgend welche Lymphgefässe zu injiciren. Auch beschreibt er den Verlauf der grossen vom Herzen und dem Herzbeutel ausgehenden Stämme. In allen diesen Gefässen hat Skwartzoff die charakteristische endotheliale Auskleidung nachgewiesen.

Skworzow behauptet, dass im Herzfleisch die Spalträume von Henle die einzigen Lymphbahnen darstellen und dass diese Bahnen erst an der Oberfläche des Myocardiums in wirkliche Lymphgefässe übergehen; im übrigen bestätigt er die Angaben von Skwartzoff.

In einer Arbeit von Bizzozero und Salvioli, welche die Resultate einiger sehr sorgfältigen Untersuchungen über die serösen Häute enthält, finden wir eine Beschreibung der Lymphbahnen des Pericardiums, welche die Angaben der vorigen Verfasser vervollständigt. Ich werde in der fol-

genden zusammenfassenden Schilderung der Lymphgefässe des Herzens über diese Arbeit berichten.

Salvioli machte einige besondere Studien über die Lymphbahnen des Myocardiums. Er führte seine Untersuchungen mittelst der Einstichmethode aus. Salvioli hat im Herzmuskel ein reichliches Netz echter Lymphgefässe von charakteristischer, höckeriger Gestalt nachgewiesen, die sowohl mit den Lymphgefässen des Endocardiums, wie mit denjenigen des Pericardiums in Verbindung stehen. Jene Spalträume Henle's, welche Schweigger-Seidel und Skworzow als Lymphbahnen auffassen, konnte er nicht finden, und er erklärt deshalb den Ausdruck „Lymphschwamm“, der durch Henle und Schweigger-Seidel für den Herzmuskel eingeführt worden ist, als unrichtig.

Navalichin berichtet über Untersuchungen, welche M. P. Kolossoff unter seiner Leitung über das Lymphgefässsystem des Herzmuskels angestellt hat. Die Resultate dieser Untersuchungen, welche durch „interstitielle“ Injectionen (mittelst Einstich in das Herzfleisch) ausgeführt wurden, zeigen nach Navalichin, dass die einzelnen Muskelfasern und Blutgefässe von Lymphräumen umgeben sind, die „ein dichtes compactes Netz von Spalten verschiedener Grösse und Gestalt“, von den muskulösen, nervösen, bindegewebigen Elementen und Blutgefässen abgegrenzt, bilden, so dass das Herz hierdurch einem Schwamm mit sehr feinem Gerüste ähnlich wird. Diese Räume entleeren ihren Inhalt in die abführenden Lymphgefässe des Pericardiums.

Sappey giebt in seiner grossen, sorgfältigen Arbeit über die Lymphgefässe des Menschen und der Säugethiere auch eine Beschreibung von dem makroskopischen Theil der Lymphbahnen des Herzens, welche er durch Injectionen von Quecksilber studirt hat. Es werden hier hauptsächlich die Lymphgefässe des Endocardiums und die oberflächlichen Lymphnetze mit den ausführenden Stämmen des Myocardiums behandelt.

Nach Injectionen, welche mittelst Einstichen in den Herzmuskel gemacht wurden, schliesst Bianchi, dass im Myocardium echte Lymphgefässe nicht existiren. Die Lymphbahnen sind hier von einfachen Räumen zwischen den Muskelbändern, welche Räume nur mit den Lymphgefässen des Pericardiums communiciren, repräsentirt.

Masini stellt sich, was die Lymphbahnen des Myocardiums betrifft, ganz auf die Seite Salvioli's.

Ranvier behauptet, dass die sogenannten Spalten Henle's, der Ansicht Schweigger-Seidel's gegenüber, nur Bindegewebslamellen zwischen den secundären Muskelbündeln entsprechen und dass die Wurzeln der Lymphbahnen viel tiefer, nämlich zwischen den einzelnen Muskelfasern, zu suchen sind.

Aus der Litteratur geht hervor, dass die Lymphbahnen der Oberfläche des Herzmuskels und diejenigen des Peri- und des Endocardiums sehr gut, ja vollständig, beschrieben worden sind und dass die Angaben von ihnen im Allgemeinen übereinstimmen.

Was aber das Myocardium betrifft, so zeigt es sich, dass hier hinsichtlich der Frage von den Lymphbahnen zwei, einander entgegengesetzte Ansichten bestehen; nach der einen, von Henle, Schweigger-Seidel, Skworzow, Navalichin und Ranvier vertreten, bestehen hier die Lymphbahnen nur aus Spalträumen (nach Schweigger-Seidel und Skworzow zwischen den secundären Muskelbündeln, nach Navalichin und Ranvier zwischen den primären Muskelbündeln, d. h. den einzelnen Muskelfasern), die erst an der Oberfläche des Myocardiums in Gefässe im gewöhnlichen Sinne, d. h. in mehr oder weniger cylinderförmige, mit spezifischer Wand versehene Röhren münden; nach der anderen Ansicht, deren Vertreter Salvioli und Masini sind, giebt es hier keine solchen Lymphspalten, wohl aber ein ziemlich dichtes Netzwerk wirklicher, röhrenförmiger Gefässe, welche die einzige Form der Lymphbahnen im Herzfleisch bilden.

Die Untersuchungen, welche ich nach dem Vorschlage und unter der Leitung des Herrn Prof. E. G. Müller in der histologischen Anstalt des Carolinischen Instituts zu Stockholm über diesen Gegenstand ausgeführt habe, haben fast ausschliesslich dem eigentlichen Parenchym des Herzens, dem Myocardium, gegolten, und ich habe hier sowohl die mikroskopische (die interstitiellen Safräume und Lymphgefässe im Herzmuskel), wie die makroskopische Abtheilung der Lymphbahnen (die oberflächlichen Netze und ausführenden Gefässe) studirt.

Mit dem Endo- und Pericardium habe ich mich weniger beschäftigt, da mir die hier befindlichen Lymphbahnen von geringerem Interesse zu sein scheinen und sie ja schon vorher sehr genau beschrieben worden sind. Da es aber meine Absicht ist, in dieser kleinen Arbeit eine möglichst vollständige Darstellung der Lymphbahnen des Herzens zu geben, so will ich hier mit einer kurzen Uebersicht über die Angaben vom Peri- und Endocardium beginnen.

### Das Pericardium.

Nach den Angaben Bizzozero's und Salvioli's bilden die Lymphgefässe des parietalen Pericardiums ein einziges, in der Tiefe des bindegewebigen Stromas liegendes Netz, welches aus ziemlich dünnen Gefässen, die zu weiten Maschen vereinigt sind, besteht. Skwartzoff hat nachgewiesen, dass sich diese Lymphgefässe zu Stämmen sammeln, welche in die Lymphknöthen der lockeren Bindegewebe zwischen der Pleura und dem Pericardium einmünden. Eine streitige Frage ist es, ob eine Ver-

bindung der Pericardialhöhle mit diesen parietalen Lymphgefässen existirt, oder nicht. Die Endothelmembran ist nach Bizzozero und Salvioli nicht von Poren perforirt. Eine Communication zwischen der Lymphe der Pericardialhöhle und derjenigen der Lymphgefässe der pericardialen Wand braucht aber deshalb nicht ausgeschlossen zu sein, da eine solche ja in anderer Weise als durch besondere Löcher oder Canäle bestehen kann.

Die Lymphgefässe des visceralen Pericardiums sind ebenfalls von Bizzozero und Salvioli sehr genau studirt worden. Obgleich dieses Blatt des Herzbeutels viel dünner als das parietale ist, sind die Lymphgefässe hier zahlreicher. Sie bilden zwei nach der Oberfläche hin in verschiedenen Ebenen ausgebreitete, durch eine dünne Schicht elastischer Gewebe von einander geschiedene Netze. Das oberflächliche Netz liegt dicht unter der Endothelmembran, nur durch einzelne Bindegewebsbündel von ihr getrennt; es ist engmaschig und von feinen Gefässen gebildet. Durch zahlreiche, die elastische Schicht vertical durchbohrende Stämmchen steht das oberflächliche Netz mit dem tiefer liegenden in Verbindung. Dieses Netz besteht aus etwas gröberen Gefässen, welche weitere Maschen als die des oberflächlichen Netzes bilden.

Nach Skwartzoff existirt hier durch präformirte Canäle, welche als Poren zwischen den Endothelzellen münden, eine offene Verbindung mit der Pericardialhöhle, und diese Angabe wird von Skworzow bestätigt, während Bizzozero und Salvioli, die in der visceralen Endothelmembran keine Löcher finden, eine solche Verbindung leugnen.

Im Uebrigen verweise ich auf die ausführlichen und mit Illustrationen versehenen Arbeiten von Bizzozero und Salvioli, ebenso auch auf die Arbeiten von Eberth und Belajeff. (S. das Litteraturverzeichniss S. 377.)

### Das Endocardium.

Das Endocardium ist sehr reich an Lymphgefässen, welche über der ganzen inneren Oberfläche des Herzens ein sehr dichtes Netz bilden. Auf den Papillarmuskeln scheinen sie am meisten zahlreich zu sein, indem sie hier in doppelten Schichten liegen. Im Endocardium der Ventrikel kommen die Lymphgefässe in grösserer Menge als in demjenigen der Aurikel vor. Von den Aurikeln gehen einzelne Stämmchen auf die grossen Atrioventrikularklappen hinüber und können bis in die Mitte derselben verfolgt werden. (Eberth und Belajeff, Sappey.)

In Uebereinstimmung mit der folgenden Abtheilung meiner Arbeit sollten auch hier die feinen interstitiellen Lücken zwischen den Gewebselementen des Stroma der Herzhüllen, die sog. Saftlücken, zu den Lymphbahnen gerechnet werden; da aber dieses Stroma nur aus Bindegewebe sehr gewöhnlicher Art besteht, bieten die Interstitien desselben kein besonderes Interesse dar.

### Das Myocardium.

Ehe ich zu der Schilderung der Lymphbahnen im Herzfleisch übergehe, wäre es vielleicht zweckmässig, erst mit einigen Worten zu erwähnen, wie der Bau und die Anordnung der Herzmuskelfasern nach den meisten Autoren und meinen eigenen Erfahrungen aufzufassen sind.

Die Elemente des Herzmuskels sind langgestreckte Zellen, welche mit den Enden zu langen Fasern, den Herzmuskelfasern, vereinigt sind. Jede Zelle besitzt in ihrer Mitte einen ovalen Kern. Das Protoplasma ist zum Theil in quergestreifte Fibrillen, zu Längsbündelchen oder Säulchen gelagert, differenzirt. Den Kern unmittelbar umgebend liegt ein axialer Strang nicht differenzirten Protoplasmas von feinkörniger oder reticulirter Structur, welcher als Septa zwischen den Fibrillenbündeln in zahlreichen Leisten nach der Peripherie ausstrahlt. Sehr oft zeigen die Querschnitte der Muskelfasern eine radiäre Anordnung dieser Fibrillensäulchen und Septa. Die Herzmuskelfasern sind nackt, d. h. sie ermangeln eines umhüllenden Sarkolemmes.

Die Muskelfasern, welche durch zahlreiche quere oder schiefe Anastomosen zusammengehalten werden, sind nicht dicht an einander gepackt, sondern es existiren zwischen ihnen Räume, in denen feine Bindegewebsfasern, reichliche Blutcapillaren und Nerven verlaufen. Die Bindegewebsfasern bilden kein zusammenhängendes Perimysium; sie umzäunen nur die Muskelfasern wie ein leichtes Gitter. Durch weitere Zwischenräume, in welchen etwas dichteres Bindegewebe und grössere Gefässe gelagert sind, werden secundäre Muskelbündel gebildet.

Die Materialien, welche ich für meine Untersuchungen gebraucht habe, sind Herzen vom Hunde, Kätzchen, Schwein, Kalb, Schaf, Kaninchen und Menschen. Bei den Herzen menschlicher Leichen konnte ich zu keinem befriedigenden Resultat gelangen; die Angaben aber, die sich über das menschliche Herz in Bezug auf seine Lymphbahnen finden, geben zu verstehen, dass diese Bahnen sich hier ähnlich verhalten, wie bei den Säugethieren.

Die erste Methode, deren ich mich bei meinen Untersuchungen bedient habe, ist die Injection mittelst Einstich in das Myocardium. Die Injectionsmasse, lösliches Berliner Blau, wird durch eine feine Canüle eingespritzt und hierauf das ganze Herz für einige Tage in eine Mischung von Alkohol und Formalin gelegt, wodurch eine ausgezeichnete Härtung und eine sehr ebene, nicht körnige Ausfällung der Injectionsmasse bewirkt

leicht als solche zu erkennen sind, von der blauen Masse erfüllt werden. Man ist also sicher, dass hier die Masse in die Lymphwege eingetreten ist.

Ein Schnitt, der in der Gegend des Einstiches quer gegen die Muskelfasern gelegt wird, giebt ein Bild, wie es Taf. XVII, Fig. 1, zeigt. Die Masse liegt hier zwischen den einzelnen Muskelfasern wie ein blaues Netz, die interstitiellen Räume ausfüllend. Auch die Zwischenräume der secundären Muskelbündel, die sogenannten Spalten von Henle, sind hier injicirt. Hier und da sieht man die quergeschnittenen Blutcapillaren wie helle Löcher in den Knoten des Netzes. Durch Längsschnitte (Taf. XVII, Fig. 2) oder Serien von Querschnitten ist es leicht zu demonstrieren, dass die blaue Masse die Muskelfasern wie Scheiden umgiebt. Dieselbe ist also hier, von dem feinen Bindegewebsgitter zwischen den Muskelfasern und dem sehr lockeren Bindegewebe der Henle'schen Spalten nicht gehindert, in diese Räume hineingedrungen.

Aus den Injectionsbildern allein kann man nicht schliessen, dass solche Räume präexistirend sind. Eine sehr berechtigte Anmerkung ist die, dass diese Räume durch Sprengung und gewaltsame Trennung der Gewebelemente hervorgerufene Kunstproducte sein können. Wenn man aber Querschnitte durch gut fixirte, nicht injicirte Materialien macht, so findet man leicht, dass hier ein helles Netz, von festen Gewebstheilen, Blutcapillaren u. s. w. nur zu einem geringen Theil eingenommen und dem oben beschriebenen Bilde völlig entsprechend, die Muskelfasern von einander scheidet.

Es giebt auch eine dritte Methode, um diese Räume, welche ich intermusculare Lymphspalten nennen will, zu demonstrieren. Dieses ist die Färbung mit der Golgi'schen Methode. Wie bekannt, kann man durch diese Behandlung im Organismus die Wege gewisser Säfte, wie Drüsen-secrete, Blut und Lymphe, intensiv geschwärzt erhalten. Für die Reaction auf Lymphe besonders geeignet scheint folgende von mir für meine Golgi-Färbungen mit dem besten Resultat angewendete Modification der Methode zu sein.

Kleine, aus dem noch schlagenden Herzen des Thieres herausgeschnittene Stückchen werden mit einer Mischung von 1 Theil 2-procent. Ueberosmium-säurelösung und 9 Theilen einer 3.5-procent. Lösung von doppeltchrom-saurem Kali ungefähr 3 Tage lang bei einer Temperatur von 30° C. behandelt. Nach einer schnellen Abspülung mit destillirtem Wasser werden die Objecte in eine 0.75-procent. Höllesteinlösung gebracht und nach mindestens 24 Stunden zwischen Leberstückchen geschnitten. Bei Behandlung der Objecte auf diese Weise ist eine Färbung der Lymphbahnen nie ausgeblieben.

Ein gelungenes Praeparat zeigt uns diese Spalten in derselben Weise wie die gröberen schwarzen Wege auf Taf. XVII, Fig. 3. (Diese Figur ist stärker vergrößert, als die vorigen.) Auch hier erkennt man die Uebereinstimmung mit dem Injectionsbilde. Die quergeschnittenen Blutcapillaren, deren Inhalt nicht gefärbt worden ist, treten in dem groben schwarzen Netze wie helle Flecken hervor. Auf den Längsschnitten sieht man die Ausfällung die Muskelfasern wie schöne, braunschwarze Scheiden umgeben (s. Taf. XVII, Fig. 7).

Da also die intermuscularen Lymphspalten durch Injection, gewöhnliche Schnitte und Imprägnation demonstriert worden sind, kann ihre Praeexistenz im Herzmuskel nicht länger bezweifelt werden.

Das Herz bildet somit, wie Ranvier und Navalichin behauptet haben, einen lymphatischen Schwamm, dessen feines Gerüst aus den Muskelfasern, den feinen Bindegewebsfäden, den Blutcapillaren und den Nerven besteht, welche Elemente auf allen Seiten von Lymphe umgeben sind.

Durch die Golgi'sche Methode ist es indessen möglich geworden, einen Schritt weiter zu kommen; auf einem gelungenen Praeparate sieht man, dass die Gestalt der Ausfällung viel complicirter ist, als ich sie oben beschrieben habe.

Wir wollen zuerst die Querschnittsbilder betrachten. Ist die Ausfällung vollständig, wie sie Taf. XVII, Fig. 3, zeigt, so sieht man, wie von dem oben beschriebenen intermuscularen Niederschlag zahlreiche schwarze distincte Fäden in die Muskelfasern hineindringen. Das Ganze gleicht einem Netz verzweigter Wurzeln, von denen reichliche feine Wurzelhaare ausgehen. Man wird von der Aehnlichkeit mit Speicheldrüsen, deren Secretwege durch die Golgi'sche Methode imprägnirt sind, überrascht. Die intermusculären gröberen Räume sind hier, was das Bild betrifft, mit den Ausführungsgängen zu vergleichen, und die feinen „Wurzelhaare“ entsprechen den Secretcapillaren.

Die schwarzen Fäden convergiren von allen Theilen der Peripherie her gegen die Mitte der Muskelfaser; dieselben gehen im Allgemeinen nicht gerade, sondern sie haben einen etwas wellenförmigen oder geschlängelten Verlauf. Sie sind verzweigt oder mit kleinen Höckern besetzt und anastomosiren hier und da mit einander.

Aus den Längsschnitten ersieht man deutlich, dass diese schwarzen Linien keinen Leisten entsprechen, denn auch von dieser Seite sehen sie wie distincte Fäden aus (Taf. XVII, Figg. 6, 7, 8, 9). An den meisten Stellen bemerkt man eine sehr regelmässige Anordnung derselben. Die „Wurzelhaare“ gehen nämlich hier mit bestimmten Zwischenräumen, der Querstreuung völlig entsprechend, vertical in die Muskelfasern hinein. Das Bild

der Ausfällung wird dadurch, was besonders Taf. XVII, Fig. 6, deutlich zeigt, einem Kamme sehr ähnlich, wobei die feinen intramuscularen Fäden den Zähnen und der intermusculare Niederschlag dem Kammkörper entsprechen.

Selbstverständlich findet man in den längsgeschnittenen Muskelfasern auch solche Fäden, welche schief und quer getroffen worden sind (s. die Figuren). Die quer getroffenen Fäden erscheinen als schwarze Punkte.

An anderen Stellen ist die Anordnung nicht so regelmässig (s. Taf. XVII, Fig. 9). Hier gehen die Fäden schräg gegen die Querstreifung, verzweigen sich und bilden Anastomosen.

Was sind denn diese feinen Bildungen? Auf Grund ihrer grossen Aehnlichkeit mit Secretcapillaren, welche mit der Golgi'schen Methode gefärbt worden sind, liegt es nahe zu behaupten, dass auch sie feine Canäle mit geschwärztem Inhalt seien. Ich habe sie aber mit Absicht vorher nicht als Canäle, sondern als Fäden, „Wurzelhaare“ oder unter anderen, nur das Bild des Niederschlages bezeichnenden Namen beschrieben. Denn die Golgi'sche Methode ist solcher Art, dass die Resultate, welche diese Methode allein gegeben hat, nicht als vollgültige Beweise für die Natur der mit derselben demonstrierten Bildungen angesehen werden können. Eine sehr gewöhnliche Anmerkung ist die, dass die Ausfällung das Object regellos durchsetzen kann und sie somit keinen präformirten Bildungen des Gewebes entspricht. Es muss zugestanden werden, dass solche regellose Niederschläge vorhanden sein können. Sie kommen oft nahe der Oberfläche der Stückchen vor, sind aber leicht erkennbar, indem sie braune, unregelmässige Blätter oder lange, grobe Nadeln bilden. Die oben beschriebenen Bilder, welche auch in den Centra der Stückchen erhalten werden können, zeigen ja keineswegs eine solche Form; dieselben sind vielmehr von einer sehr complicirten, planmässigen Zusammensetzung. Wenn man dazu auf Querschnitten die nicht gefärbten Muskelfasern betrachtet, bemerkt man sofort ein feines, helles Netz mit hier und da gröberen Streifen, welche in der Lage und Form vollkommen den schwarzen Fäden in einer imprägnirten Muskelfaser entsprechen (Taf. XVII, Fig. 3). Dieses helle Netz ist von dem nicht differenzirten Protoplasma, das die Muskelcolumnen (Fibrillenbündelchen) umgiebt, gebildet, und die schwarzen „Wurzelhaare“ dringen also zwischen den Muskelcolumnen in dieses Protoplasma ein. Es ist also deutlich, dass die Golgi'sche Imprägnation hier gewisse präformirte Elemente getroffen hat.



der Methode behauptet wird, „die Golgi-Methode färbt, was es auch immer sei“. Man könnte vielleicht auf den Gedanken kommen, dass diese schwarzen Fäden Nervenendigungen in den Muskelfasern seien. Diese sind hier aber schon vorher genau studirt worden und zeigen durchaus keine solchen Bilder. Es erübrigen somit nur zwei Möglichkeiten; entweder müssen die „Wurzelhaare“ feinen Pfropfen von einer eigenthümlichen, für die Golgi-Färbung empfänglichen Substanz sein, oder Canälchen entsprechen, welche mit den intermuscularen Lymphspalten in Verbindung stehen. Die erstere Möglichkeit ist schon deshalb weniger wahrscheinlich, weil eine solche Anordnung ganz unmotivirt sein würde, und ausserdem kann man auch in verschiedenen Weisen die Richtigkeit der letzten Annahme darthun.

An solchen Stellen, wo die Ausfällung dünner ist, sieht man bei starker Vergrößerung, dass die sogenannten Fäden braun sind, und zwar so, dass ihre mittleren Theile hellbraun und ihre Ränder schwarzbraun erscheinen (Taf. XVII, Figg. 4 und 5). Das Bild einer solchen Ausfällung gleicht somit einem Röhrchen von braunem Glas, in durchfallendem Lichte betrachtet. An den Rändern, wo das Licht einen längeren Weg durch die braune Wand zurückzulegen hat, wird die Wand dunkler. Die Erklärung, dass dieses Bild einem Canälchen, in dem nur eine dünne, wandständige Lymphschicht imprägnirt ist, entspricht, erscheint also als die richtigste.

Eine vollständige Controle kann man jedoch erst durch andere Methoden erhalten, und die beste von diesen Methoden ist natürlicher Weise eine feine Injection. Es ist mir auch nach einigen Versuchen gelungen, die feinen Canälchen zu injiciren. Mittelst der oben beschriebenen Injection von Berliner Blau konnte ich hier keine besonders guten Resultate erhalten, wahrscheinlich deshalb, weil diese Masse in ihrer Farbe nicht intensiv genug ist und also keine distincten Bilder geben kann. Statt Berliner Blau habe ich feinste chinesische Tusche angewendet, welche ebenfalls durch einen Einstich in das Herzfleisch eingespritzt wurde.

In Querschnitten erhielt man wenig gute Bilder. Doch erscheinen hier und da einzelne schwarze Linien, die in die Muskelfasern hineindringen. Die schönsten Bilder habe ich aber in den Längsschnitten erhalten, denn hier können oft eine ganze Menge in derselben Längsebene über einander gelagerte Canälchen injicirt werden. Wie Taf. XVII, Fig. 19 zeigt, sind die im Allgemeinen vertical eindringenden Canäle von einer distincten schwarzen Masse erfüllt, oder, wenn diese nicht so vollständig eingedrungen ist, durch feine Zacken der schwarz injicirten, intermuscularen Spalträume angedeutet. Das Injectionsbild ist also dem Golgi'schen Bilde völlig ent-

den Muskelfasern gefärbt hat, und dass hier keine intramusculare Injection vorhanden ist. Um diesen Einwand zurückzuweisen, habe ich Stückchen vom Herzmuskel nur in die Tusche gelegt und dann genau wie die injicirten Herzen praeparirt, d. h. mit Alkohol und Formalin gehärtet. Die Muskelfasern erhalten bei dieser Behandlung höchstens einen grauen, diffusen Ton, oder werden gar nicht gefärbt. Solche Bilder, wie die oben beschriebenen, kann man durch eine solche Behandlung nicht erhalten, und es geht hieraus hervor, dass die Tuschbilder wirkliche Injectionsbilder sind.

Noch eine Methode giebt es, das Vorhandensein und die Natur dieser Canälchen zu demonstrieren, und diese Methode ist eine Structurfärbung sehr dünner Schnitte von gut fixirten Objecten. Die Fixirungsflüssigkeiten, welche ich angewendet habe, sind Sublimat oder eine Mischung von chromsaurem Kali, Alcohol. absolut. und Formalin, welche Mischung sehr gute Resultate liefert, gewesen.

Die Schnitte sind mit der Eisenhämatoxylin-Methode oder mit Rubin gefärbt worden. Auf Querschnitten findet man Bilder, wie sie Taf. XVII, Fig. 11, zeigt. Die Anordnung der Muskelfaserelemente tritt hier schön hervor. In einigen Fasern ist der Kern von dem Schnitte getroffen, in anderen nicht. Die Fibrillenbündelchen (Muskelcolumnen) erscheinen je nach der Färbung als blauschwarze oder intensiv rothe Fleckchen. Wo der Kern von dem Schnitte getroffen ist, zeigt sich das nicht differenzirte Protoplasma als eine helle, den Kern umgebende Zone und ein sehr schwach gefärbtes Netz zwischen den Muskelcolumnen; wenn der Schnitt nicht durch, sondern nahe dem Kerne getroffen hat, bildet das Protoplasma eine helle centrale Gegend innerhalb des feinen Netzes, und zwischen je zwei Muskelkernen liegt dieses Netz über das ganze Querschnittsbild ausgebreitet. Das intercolumnare Netz ist jedoch nicht überall gleich fein. Hier und da gehen (wie Taf. XVII, Fig. 11, zeigt) von der Peripherie gegen die Mitte der Muskelfasern viel breitere, ganz helle Streifen zwischen die Muskelcolumnen hinein. Dadurch werden die Muskelcolumnen zu charakteristischen Gruppen angeordnet. Die Streifen entsprechen in der Form, Grösse und Lage den bei dem Golgi'schen Praeparate beschriebenen schwarzen Fäden und erscheinen hier vollends wie intramusculare Canäle, welche in die intermuscularen Lymphspalten münden.

Oft stehen die Muskelcolumnen, welche dicht neben einem solchen Canal gelagert sind, näher an einander und bilden somit eine regelmässige, dichte Allee, welche den Canal scharf abgrenzt.

Im Uebrigen bemerkt man auf feinen, gut gefärbten Schnitten, dass die Canälchen keine für sie speciell differenzirte Wand besitzen, sondern das Sarcoplasma nur als einfache ausgehöhlte Gänge durchsetzen. Die

directe Verbindung mit den intermuscularen Spalträumen ist sehr leicht zu verstehen, da ein die Muskelfaser umhüllendes Sarcolemm fehlt.

Wenn also nun die Golgi'sche Methode in dieser Weise durch zwei andere, verschiedene Methoden, Injection und Schnittfärbung, controlirt und erklärt worden ist, dürfte man es wohl als völlig bewiesen betrachten können, dass die mit jener Methode demonstirten Bildungen Saftbahnen in den Muskelfasern, intramusculare Saftcanälchen, sind.

Wie schon beschrieben ist, dringen diese im Allgemeinen in Reihen über einander angeordneten und in ihrem Verlauf und ihren Zwischenräumen der Querstreifung entsprechenden Canäle vertical in die Muskelfasern hinein. Ob die Canälchen dabei in gleicher Höhe mit den isotropen oder den anisotropen Segmenten der Muskelcolumnen gehen, ist schwer zu entscheiden; es scheint mir aber, dass sie den dunklen (anisotropen) Scheiben entsprechen. Vermuthlich sind sie indessen ein zu der Querstreifung der ganzen Muskelfaser beitragendes Moment.

Alle die hier beschriebenen Bilder sind aus Praeparaten von den Herzkammern erhalten. Die Muskelfasern der Vorhöfe zeigen ganz denselben Bau wie die ventricularen; und auch hier habe ich mittelst der Golgi'schen Methode feine intramusculare Saftcanäle, den vorher beschriebenen ähnlich, gesehen.

Die intermuscularen Spalten und die intramuscularen Saftcanälchen bilden die Quelle des Lymphstromes. Die von dieser Quelle führenden Bahnen, die echten Lymphgefässe, habe ich noch zu besprechen.

Bei Objecten, welche durch die Einstichmethode z. B. mit Berliner Blau injicirt worden sind, findet man bald, dass eine solche interstitielle Injection, wie die oben (S. 366) beschriebene, nicht das einzige Resultat der Injection in der Tiefe des Myocardiums ist. Während man die interstitielle Ausfüllung hauptsächlich in der Gegend der eingeführten Canülenspitze zu suchen hat, findet man, dass die Masse ausserhalb dieser Injection, und zwar zwischen derselben und der Oberfläche des Myocardiums in gut abgegrenzte Bahnen eingetreten ist. Diese Bahnen sind echte (mit specifischer Wand versehene) Lymphgefässe. Sie sind schon früher von Salvioli sehr genau beschrieben worden; da aber ihre Existenz auch nach seiner Arbeit bezweifelt worden ist, will ich hier seine Angaben in der Hauptsache bestätigen.

Die Wände dieser Bahnen sind zwar in den injicirten Praeparaten nicht zu sehen, und dies ist auch nicht zu erwarten, da, wie bekannt, die Wände der feinsten Lymphgefässe äusserst dünn sind. Aber schon aus der Form der injicirten Masse lässt sich leicht schliessen, dass hier wirkliche, mit specifischer Wand versehene Röhren vorhanden sind. Eine Vergleichung derselben mit den oben beschriebenen intermuscularen Lymphspalten ist

unmöglich. Während die Injection der Lymphspalten eine ausgebreitete, unregelmässig abgegrenzte, die Muskelfasern wie Scheiden umgebende Ausfüllung darstellt, sind diese Röhren regelmässige, scharf abgegrenzte Bildungen, welche die für die Lymphgefässe typischen Eigenschaften besitzen. Sie sind nämlich von sehr charakteristischer Gestalt: knotenförmig angeschwollene Partien wechseln mit eingeschnürten Stellen ab, und die Ränder erscheinen dadurch uneben und höckerig. Sie lösen sich nie in feine Aestchen auf, sondern behalten in der Hauptsache ihre groben Formen bei. Ihre mittlere Weite beträgt etwa 100  $\mu$ . Einzelne Partien können viel weiter (bis 200  $\mu$ ) oder bedeutend schmaler (bis 15  $\mu$ ) sein (s. Taf. XVII, Fig. 12). Eine Verwechselung mit den Blutgefässen ist auch leicht zu vermeiden, denn diese zeigen entgegengesetzte Eigenschaften; sie verzweigen sich unaufhörlich zu feineren Aesten, und diese lösen sich in feine Capillaren auf, welche dieselbe Anordnung wie bei den gewöhnlichen quergestreiften Muskeln zeigen; auch sind ihre Wände sehr glatt und eben (Taf. XVII, Fig. 13).

Die intramyocardialen Lymphgefässe können auch von der Oberfläche des Myocardiums aus injicirt werden. Die Masse wird durch eine feine, spitzige Canüle in eine der hier sichtbaren, durch ihre Klarheit leicht erkennbaren Lymphgefässe gegen die Herzspitze eingespritzt. Bei Ueberwindung des Widerstandes der Klappen kann die Masse dann mehr oder weniger tief in's Myocardium eindringen und dabei eine Injection bewirken, welche dem durch Einstichinjection hervorgerufenen Bild der Lymphgefässe völlig gleichkommt.

Was der Anordnung dieser tiefen myocardialen Lymphgefässe betrifft, so haben sie im Allgemeinen ihre Lage in dem lockeren Bindegewebe zwischen den secundären Muskelbündeln (in den „Henle'schen Spalten“), wo sie mit Vorliebe die grösseren Blutgefässe begleiten. Nur einzelne Gefässe verlaufen in den Muskelbündeln. Die Hauptrichtung ist mit den Muskelfasern parallel; die longitudinalen Gefässe werden durch schiefe und quere Anastomosen mit einander verbunden, und dadurch entsteht ein ziemlich dichtes Netz, dessen Maschen durch den oft geschlängelten Verlauf der Gefässe sehr unregelmässig werden.

Da nun einerseits die Lymphinterstitien und andererseits die intramyocardialen Lymphgefässe beschrieben worden sind, stellt sich unwillkürlich die Frage auf: von welcher Art ist die Communication zwischen diesen beiden Theilen der Lymphbahnen; bilden die Lymphgefässe ein geschlossenes

sehr schwer lösbar zu sein; zwar kann man in Schnitten von injicirten Objecten Stellen finden, wo Lymphspalten und Lymphgefäße in Zusammenhang injicirt worden sind, aber dieses Bild kann ja leicht durch Sprengung der dünnen Wand des Lymphgefäßes bewirkt sein. Auch die Golgi'sche Methode ist hier, wie mir dünkt, nicht sicher.

Um einen Begriff von diesem Verhältnisse zu erhalten, habe ich Resultate von verschiedenen Einstichinjectionen zusammengestellt.

Wenn eine solche Injection ausgeführt wird, können 1. die Lymphgefäße allein oder 2. sowohl Lymph- wie Blutgefäße oder 3. nur Blutgefäße ausgefüllt werden.

Was ist nun geschehen, da die Blutgefäße injicirt werden? Da das Blutgefäßsystem ein geschlossenes ist, muss hier, damit die Masse in die Blutbahnen eintreten kann, die Wand des Gefäßes durchbohrt oder gesprengt werden. Und wodurch wird die Ausfüllung der Lymphgefäße bedingt? Das wissen wir nicht. Entweder stehen diese Gefäße mit den Lymphspalten in offener Verbindung, und die Masse ist dann, durch keine Wand abgesperrt, in die Lymphgefäße eingedrungen, oder auch sind die Gefäße, gleich den Blutgefäßen, geschlossene Röhren, und die Wand muss dann beschädigt worden sein.

Die Lymphgefäße sind viel weniger zahlreich als die Blutgefäße. Wenn nun jene sich ähnlich verhielten wie diese, d. h. wenn die Lymphgefäße geschlossen wären, würden Einstiche die zahlreicheren Blutgefäße öfter durch Läsion öffnen, und in Folge dessen würde öfter eine Injection derselben auftreten.

Bei 50 Einstichen, welche ich in noch warme Herzen gemacht habe, zeigte sich aber das entgegengesetzte Verhalten, indem nicht weniger als 40 reine Lymphgefäßinjectionen, 8 sowohl Lymph- wie Blutgefäßinjectionen und nur 2 bloss Blutgefäßfüllung zur Folge hatten.

Dieses lässt es also wahrscheinlich, aber durchaus nicht als bewiesen erscheinen, dass die Lymphgefäße mit den Lymphinterstitien in offener Verbindung stehen.

Die intramyocardialen Lymphgefäße verlaufen gegen die Oberfläche des Myocardiums und gehen in ein reichliches, zwischen Peri- und Myocardium ausgebreitetes Netz über. Hiermit kommen wir zu der rein makroskopischen Abtheilung der Lymphbahnen des Herzens.

einen um so grösseren Werth haben, als ich meine eigenen Resultate erhalten habe, ehe ich die Angaben von Sappey gesehen hatte.

Die auf der Oberfläche des Myocardiums verlaufenden Lymphgefässe erhalten ihren Zufluss sowohl von dem Peri-, als dem Myocardium. Sie bilden ein dichtes, über das ganze Herz ausgebreitetes Netz mit charakteristischen, mehr oder weniger rectangulären oder rhomboidischen Maschen (Taf. XVII, Fig. 14). Die Gefässe haben zahlreiche starke, paarige Klappen; ihre Weite beträgt etwa 100  $\mu$ . Aus diesem Netze sammeln sich grössere Stämme, welche gegen die Basis des Herzens verlaufen. Im Allgemeinen findet man die folgende Anordnung. Auf der vorderen Fläche des Herzens convergiren zahlreiche Stämme von der linken Seite der rechten und der rechten Seite der linken Herzkammer aufwärts zu der vorderen Interventricularfurche, wo sie, zu einigen grösseren Gefässen vereinigt, ihren Verlauf nach der Herzbasis fortsetzen. Von der linken und der ganzen hinteren Seite der linken Kammer, ebenso auch von der rechten Herzkammer nächst dem Sulc. interventr. post. gehen Aeste aufwärts und biegen in einen grösseren Stamm ab, welcher in dem Sulcus atrioventricularis rings um die linke Seite des Herzens herum geht und sich zwischen dem linken Vorhofs- und der Arteria pulmonalis mit den eben erwähnten vorderen Lymphstämmen vereinigt. Hieraus resultirt ein grosser ausführender Stamm, der zuerst zwischen dem linken Vorhofs- und der Art. pulmonalis, dann auf der hinteren Seite dieses Gefässes weiter nach oben hinter dem Arcus aorta verläuft und in einen kleinen Lymphknoten hinter der Art. carotis comm. sinistra mündet.

Das übrige Gebiet der ventricularen Oberfläche, nämlich die rechte Seite der rechten Kammer, zeigt Aeste, welche sich in einen grösseren Stamm sammeln, der das Herz in der Tiefe zwischen dem Truncus art. pulm. und dem rechten Vorhofs- verlässt, der oberen Seite der Art. pulmonalis nach links folgt und dann vor dem Arcus aorta aufwärts steigt, um in einen Lymphknoten vor der Art. carotis communis sinistra zu gelangen.

Diese Anordnung habe ich bei den meisten von mir injicirten Herzen (vom Hund, Schaf, Schwein) gefunden. (Nach Sappey zeigt auch das menschliche Herz jene zwei grossen ausführenden Stämme, einen vorderen und einen rechten.)

Diese Stämme scheinen aber bei allen Thiergattungen nicht gleich zu sein. So werden z. B. bei dem Kaninchen die Lymphgefässe der ganzen Vorderseite und der Seitentheile des Herzens zu einem Stamme gesammelt, der das Herz zwischen der Art. pulmonalis und dem linken Vorhofs- verlässt, während sich die Lymphgefässe der hinteren Seite in ein Gefäss vereinigen, welches an der Hinterseite vom Herzen ausgeht und die beim Kaninchen befindlichen Vena cava superior sinistra erst nach links oben

und dann nach vorn begleitet, um im Fette des vorderen Mediastinums in einen Lymphknoten zu münden.

Der Verlauf der ausführenden Herzlymphstämme und die Lage der Lymphknoten, zu welchen sie gehen, scheint auch bei einer und derselben Gattung oft wechseln zu können, und ein bestimmtes Schema für denselben dürfte also nur geringen Werth haben.

Die Lymphgefässe der Vorhöfe sind viel schwerer zu injiciren als die der Herzkammern. Sappey hat Herzvorhöfe vom Pferd und Ochs injicirt und dabei gezeigt, dass die Lymphgefässe auch hier ein oberflächliches Netz bilden, von welchem grössere Stämme ausgehen. Diese Stämme biegen um den Rand des Vorhofes und gehen an dessen Basis in die am nächsten liegenden ventricularen Lymphgefässe über. Diese Angaben kann ich bestätigen, da es mir gelungen ist, solche Injectionen zu erhalten. Die besten Resultate bekam ich bei dem linken Herzvorhofe vom Kalbe und Hunde; von der oberen Fläche desselben gehen etwa drei grössere Stämme an verschiedenen Stellen um den Rand und vereinigen sich mit dem oben beschriebenen, in der Atrioventricularfurche verlaufenden grossen Lymphgefässen oder mit dem zwischen dem linken Vorhofe und der Art. pulmonalis ausführenden Stamme.

Wir können also, diese Angaben über die Lymphbahnen des Herzmuskels kurz zusammenfassend, sagen, dass:

1. Die Lymphbahnen des Myocardiums eine Combination von Interstitien und wirklichen Gefässen bilden,

2. Die Interstitien eine sehr complicirte Form haben und in einem sehr innigen Verhältniss zu den Muskelementen stehen, indem sie theils ein reichliches System von intercolumnaren Saftcanälchen in den Muskelfasern, theils Lymphspalten zwischen denselben bilden,

3. Die wirklichen (d. h. mit specifischer Wand versehenen) Lymphgefässe sich sowohl im Innern des Myocardiums, wie an der Oberfläche desselben befinden,

4. Die ganze Lymphmasse gewöhnlich nur durch zwei grosse, zu den mediastinalen Lymphknoten gehende Lymphstämme ausgeführt wird.

---

Litteraturverzeichniss.

1. Mascagni, *Vasorum lymphaticorum corporis humani historia et ichnographia*. 1787.
2. Cruikshank, Will., *Geschichte und Beschreibung der einsaugenden Gefässe des menschlichen Körpers*. Leipzig, 1789.
3. Gurlt, *Handbuch der vergl. Anatomie der Haussäugethiere*. 1844.
4. Leyh, *Anatomie der Haussäugethiere mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes*. 1859.
5. Teichmann, *Das Saugadersystem*. 1861.
6. Luschka, *Die Anatomie des Menschen*. 1868. Bd. I. Zweite Abthlg.
7. Eberth und Belajeff, *Virchow's Archiv*. 1866. Bd. XXXVII. S. 124.
8. Henle, *Handbuch der Gefässlehre des Menschen*. Braunschweig, 1868.
9. Schweigger-Seidel, *Das Herz*. Stricker's *Handbuch*. 1871.
10. Wedl, *Histologische Mittheilungen*. 3. Ueber die Lymphgefässe des Herzens. *Wiener Akademieberichte*. 1872. Bd. LXIV. Abthlg. I.
11. Skwartzoff, Irinarch, *Materialien zur Anatomie und Histologie des Herzens und seiner Hüllen*. St. Petersburg, 1874.
12. Skwórzow, J., *Zur Histologie des Herzens und seiner Hüllen*. Bericht über die physiologischen und histologischen Mittheilungen aus der 4. Versammlung russischer Naturforscher zu Kasan. *Pflüger's Archiv*. 1874. Bd. VIII. S. 611—613.
13. Schumkow, J., *Versuche, die Lymphgefässe des Pericardiums auf natürlichem Wege zu füllen*. *Ebenda*. 1874. Bd. VIII. S. 611.
14. Bizzozero, G. et Salvioli, G., *Studi sulla struttura e sui linfatici delle sierose umane*. P. II, III. *Sulla struttura e sui linfatici della pleura e del pericardio*. *Archivio delle scienze mediche*. Vol. II.
15. Salvioli, G., *Sulla struttura e sui linfatici del cuore*. *Archivio per le scienze mediche*. 1878. Ann. II, f. 3.
16. Navalichin, J. G., *Ueber das lymphatische System des Herzmuskels*. *Bilage zu den Protokollen der Gesellschaft der Naturforscher an der kaiserl. Universität in Kasan*. 1882. Nr. 62.
17. Sappey, P. C., *Anatomie, physiologie, pathologie des vaisseaux lymphatiques, considérés chez l'homme et chez les vertébrés*. IX et X Livraisons. Paris, Delahaye et Lecrosnier. 1885. p. 104—107. Plch. 39.
18. Bianchi, S., *Nuove ricerche sui linfatici del cuore*. *Lo Sperimentale*. Oct. 1886.
19. Masini, O., *Sui linfatici del cuore*. *Archivio per le scienze mediche*. 1886. Vol. XI. p. 359—366.
20. Ranvier, L., *Traité technique d'histologie*. Paris, 1889.



## Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XVII.)

**Fig. 1.** Herzmusculatur vom Hunde. Injection der intermuscularen Lymphspalten (*l*) mit Berliner Blau. Querschnitt. *m* = quergeschnittene Muskelfasern. *k* = Blutcapillaren. Zeiss Apochromat 8.0 mm. Apert. 0.65. Comp. Oc. 6.

**Fig. 2.** Herzmusculatur vom Hunde. Injection der intermuscularen Lymphspalten mit Berliner Blau. Längsschnitt. Zeiss Apochromat 8.0 mm. Comp. Oc. 6.

**Fig. 3.** Herzmusculatur vom Schwein. Golgi'sche Methode. Querschnitt. *l* = intermusculare Spalträume, von denen zahlreiche Saftcanälchen (*s*) in die Muskelfasern gehen. *k* = Blutcapillaren. *m* = quergeschnittene Muskelfasern. Zeiss Apochr. 3.0 mm. Apert. 0.95. Comp. Oc. 6.

**Fig. 4 u. 5.** Herzmusculatur vom Kaninchen und Schaf. Golgi'sche Methode. Querschnitt einiger Muskelfasern. *l* = intermusculare Lymphspalte. *s* = intramusculare Saftcanälchen. Zeiss Apochromat 2.0 mm. Apert. 1.30 (Hom. Immers.). Oc. 3. Bei der Zeichnung noch zweimal vergrößert.

**Fig. 6, 7, 8 u. 9.** Herzmusculatur vom Schaf und Kalb. Golgi'sche Methode. Längsschnitt. *l* = intermusculare Lymphspalten. *s* = intramusculare Saftcanälchen. Zeiss Apochromat 3.0 mm. Apert. 0.95. Comp. Oc. 6.

**Fig. 10.** Herzmusculatur vom Kaninchen. Einstichinjection mit Tusche. Längsschnitt. *l* = intermusculare Lymphspalten. *s* = intramusculare Saftcanälchen. Zeiss Apochromat 3.0 mm. Apert. 0.95. Comp. Oc. 6.

**Fig. 11.** Quergeschnittene Muskelfasern vom Schwein. Chroms. Kali + Formalin + abs. Alkohol. Eisenhämatoxylinfärbung. *c* = Muskelcolumnen. *s* = intramusculare Saftcanälchen. *k* = Blutcapillaren in den intermuscularen Lymphspalten. Zeiss Apochr. 2.0 mm. Apert. 1.30 (Hom. Immers.). Oc. 3.

**Fig. 12.** Intramyocardiale Lymphgefäße. Einstichinjection mit Berliner Blau. Leitz Obj. 3. Oc. 1. Vergr. 57.

**Fig. 13.** Lymph- und Blutgefäße im Myocardium. Einstichinjection mit Berliner Blau. *b* = Blutgefäß. *ly* = Lymphgefäß. Leitz Obj. 3. Oc. 1. Vergr. 57.

**Fig. 14.** Lymphgefäßnetz an der Oberfläche des Myocardiums. Einstichinjection

# Zur Topographie der Windungen, Furchen und Ganglien des Grosshirns.

Von

**Dr. Walter Kraus** (aus Siebenbürgen),  
gewesenem Assistenten am anatomischen Institut in Graz.

(Hierzu Taf. XVIII u. XIX.)

Nachdem Broca 1861 durch Veröffentlichung seiner ersten Untersuchung über den Sitz des Organes für die articulirte Sprache, das Studium der Oberflächentopographie des Gehirns und seiner Beziehungen zum Schädeldache angeregt hatte, beschäftigten sich bald eine ganze Reihe von Autoren mit der Beantwortung dieser wichtigen Frage. Der Versuch Mehrerer, ein und dieselbe Frage zu beantworten, hatte bei gleichem Zwecke die Entstehung mehrerer Methoden zur nothwendigen Folge. — Abgesehen von unbedeutenden Modificationen sind insbesondere drei Methoden in der Reihe der Untersuchungen vorherrschend.

Die erste, die Methode der Stifte, von Broca eingeführt und nach ihm mit einigen Abänderungen von Bischoff, Ecker und Féré geübt, bestand darin, dass nach Entfernung der Kopfhaut und des Periostes mit farbigem Stift diejenigen Punkte auf der Schädeloberfläche markirt wurden, deren Lagebeziehungen man studiren wollte. An diesen Stellen wurden dann mit einem Drillbohrer Schädeldach und Dura mater durchbohrt, durch die so geschaffenen Löcher Stifte aus Holz oder Metall so weit senkrecht in das Gehirn eingetrieben, dass das stumpfe obere Ende jedes Stiftes zwischen Gehirnoberfläche und Dura mater zu liegen kam. Nun wurde durch einen horizontalen Sägeschnitt der Schädel eröffnet, die Dura mater vorsichtig abgezogen und das Gehirn herausgenommen und jetzt konnten die

gegenseitigen Beziehungen der vom gleichen Stift getroffenen Punkte der Gehirn- und Schädeloberfläche studirt werden. — Dabei ging man so vor, dass die Nägel an Stellen der knöchernen Schädeldecke eingetrieben wurden, die leicht zu markiren waren, besonders im Verlauf und an Kreuzungsstellen von Nähten. Die Lage der zu bestimmenden Windungen und Furchen wurde dann mit Beziehung auf die markirten Punkte der Schädeloberfläche durch Maasse bestimmt, welche die Distanzen angaben, die den betreffenden Punkt von irgend einer gesuchten Stelle der Hirnoberfläche trennen. Selbstverständlich wurden dabei die in frontaler Richtung verlaufenden Hemisphärenfurchen und Windungszüge auf Linien gemessen, welche von den Stiften aus in sagittaler Richtung occipital- oder frontalwärts gezogen wurden, die in sagittaler Richtung verlaufenden dagegen auf Linien, welche von den Stiften aus median- oder lateralwärts verlaufen.

Eine zweite Methode bestand darin, nach Entfernung der Haut und des Periostes von der Schädeloberfläche ganze Stücke aus dem Schädeldache herauszusägen und so dasselbe gleichsam mit durchsichtigen Feldern zu versehen, um durch diese hindurch die Lagebeziehungen der verschiedenen Hirnfurchen und Windungen zu erforschen. — Auch bei dieser Art der Untersuchung, als deren Vertreter vor Allem Turner und Seeligmüller zu erwähnen sind, waren die Schädelnähte der Ausgangspunkt, indem die zu bestimmenden Hirnpartien auf sie bezogen wurden.

Diesen beiden Methoden steht gegenüber die von Landzert ausgehende, von Hefftler beschriebene und bei seinen Untersuchungen angewandte graphische, bei welcher die gesuchten Ergebnisse durch Zeichnung gewonnen werden. Der durch eine conservirende Injection zur Untersuchung vorbereitete Schädel wurde eingegipst; nach Erstarren des Gipsbreies wurde soviel von demselben entfernt, dass genau der halbe Kopf hervorsah. Der so nur mehr in seinem unteren Theil eingegipste Schädel kam dann unter die Glasplatte des Lucae'schen Zeichenapparates. Nachdem die Contouren der Haut abgezeichnet und auf durchsichtiges Papier übertragen waren, wurden Haut und Periost entfernt, nun der bloße Schädel mit seinen Nähten gezeichnet, und dieses zweite Bild mit einem anders farbigen Stifte in das erste hineingetragen. Nun wurde mit der Säge das Schädeldach abgetragen, dann die Hirnhäute entfernt, so dass die Gehirnoberfläche frei zu Tage lag. diese dann auf die Glasplatte gezeichnet und dieses

Vergleicht man die Ergebnisse dieser Methoden, so sind entschieden die der graphischen die genauesten, die in der Arbeit Dr. F. Hefftler's<sup>1</sup> dargelegt sind; aber allen Methoden ist ein schon bei Anwendung an der Leiche, und noch viel mehr bei ihrer Uebertragung auf den lebenden Menschen zum Ausdruck kommender Uebelstand gemeinsam, indem man bei der Lagebestimmung irgend eines bestimmten Punktes der Hirnoberfläche bei all diesen Methoden von den Nähten ausgeht. — Die Nähte aber sind in vielen Fällen nicht mit der nothwendigen Sicherheit oder gar nicht durchzufühlen, theils wegen früher Verknöcherung, theils wegen bedeutender Dicke der Kopfschwarte u. s. w. Die angegebene Sensibilität der Schädelnähte zu ihrer Auffindung und Bestimmung zu benutzen, ist auch ganz unzuverlässig; wenigstens habe ich bei vielen meiner Collegen nie auch nur einen halbwegs sicheren Anhaltspunkt finden können. — Ein weiterer Uebelstand ist auch der, dass bei einmal gefundener Naht oder gefundenem Punkte in der Naht, eine gesuchte Stelle der Hirnoberfläche nur durch Maass von diesem Punkte aus bestimmt werden konnte. Die auf diese Weise gefundenen Zahlen konnten nur Durchschnittszahlen sein; denn bei der verschiedenen Grösse der einzelnen Schädel mussten ihre Werthe auch verschieden sein. Wurden also absolute Längen aufgetragen, so mussten in den einzelnen Fällen ungleichwerthige Punkte der Schädel-, ergo auch verschiedenwerthige Stellen der Hirnoberfläche getroffen werden. Lud. Aug. Müller versuchte daher die absoluten Zahlenangaben zu vermeiden und die Resultate der Untersuchungen in relativen Zahlen, in Procenten der verschiedenen Schädelbogen auszudrücken, indem er in einer ausführlichen Arbeit<sup>2</sup> die Frage zu beantworten suchte: „Mit welcher Constantz werden nach einem procentischen Verfahren bestimmten Punkten der Schädeloberfläche gleiche Hirnstellen aufgefunden werden?“ So genau nun die Resultate auch nach dieser Methode sein mögen, so erscheint sie mir für die Praxis doch auch etwas zu complicirt, da sie zu viel mit Maassen und Zahlen und mit Umrechnung dieser in Procente zu thun hat. — Ueberdies müssen sich auch hier, wie überall, wo es sich um Zahlenangaben handelt, bei den verschiedenen Grössen der einzelnen Schädel verschiedene Werthe ergeben, so dass man auch hier nur durchschnittliche Resultate erhalten kann.

Ich habe daher den Versuch gemacht, eine mir von Prof. Holl vorgeschlagene Methode der topographischen Bestimmung der wichtigsten

Punkte der Hirnoberfläche und weiterhin eine von mir erdachte anzuwenden, die, von allen Zahlenangaben möglichst absehend, auch am lebenden Menschen von jedem praktischen Arzte im gegebenen Falle rasch benutzt werden kann, um mit ziemlich grosser Sicherheit die gewünschte Partie der Gehirnoberfläche blosszulegen. — Der Methode liegt die Idee zu Grunde, dass zwischen bestimmten, an jedem Schädel leicht durchpalpirbaren Punkten seiner Oberfläche und dem in ihm verborgenen Gehirn eine gewisse Constanz ihrer Beziehungen zu einander bestehen müsse, die an jedem normalen Schädel wiederkehren würde. Diese Annahme bestätigte sich auch und so versuchte ich diese Beziehungen der Gehirnoberfläche zu leicht auffindbaren Punkten der Schädeloberfläche festzustellen, und mit Zuhilfenahme dieser Punkte einige Linien zu construiren, die mir den Verlauf der wichtigsten Furchen, bezw. Windungen und die Abgrenzung gewisser Hirnthelle mit ziemlicher Sicherheit in der kürzesten Zeit zu bestimmen erlauben.

Ich ging bei meinen Untersuchungen folgendermassen vor. Nachdem der Schädel vom Halse der Leiche getrennt, vollständig glatt rasirt und mit den entsprechenden Punkten und Linien bezeichnet war, wurde er — statt wie es Hefftlcr angegeben, eingegipst zu werden — in einen von Prof. Holl construirten Apparat gebracht, dessen Beschreibung ich mit Genehmigung meines Lehrers hier einschalte.

Der Apparat wurde von Prof. Holl zu dem Zwecke construirt, um einen Schädel schnell in die Göttinger Horizontale einzustellen und denselben ein für alle Mal in dieser Stellung in der Weise zu fixiren, so dass von ihm von jeder Seite her mittelst des Lucae'schen Diopters Zeichnungen entworfen werden können. Der zusammenlegbare Apparat<sup>1</sup> (Taf. XIX, Fig. 1) besteht aus einem hölzernen Rahmengerüste, das die Form eines Würfels hat. Am Boden des Würfels befindet sich eine hölzerne Grundplatte, auf welcher sechs eiserne Säulen, die verschiebbare eiserne Stachel tragen, senkrecht aufgeschraubt sind. Vier dieser Säulen sind niedriger, zwei höher. Von den vier niedrigen stehen zwei (*a* und *b*) gerade gegenüber; sie sind nicht drehbar; ihre Stacheln können einander genähert oder von einander entfernt werden. Die Stacheln werden jederseits in den Schädel an dem oberen Rand des äusseren Gehörganges eingebohrt und mittelst der Stellschrauben fixirt. Die zwei anderen kleinen Säulen (*c* und *d*) sind um ihre verticale Axe drehbar und fixirbar. Ihre Stacheln stehen in ganz gleicher Höhe wie die der Säulen *a* und *b*. Der an den Ohrpunkten mittelst der Stacheln *a* und *b* befestigte Schädel wird nun mit dem tiefsten Punkte

in dieser Stellung zu fixiren, wird nun, während ein Stachel, z. B. *d*, immer in Berührung mit dem tiefsten Rande des Margo infraorbitalis bleibt, die Säule *c* um die Verticale der Art gedreht, dass ihr Stachel an irgend einer Stelle des Gesichtsschädels fest eingedreht werden kann. Nun ist der Schädel durch *a*, *b*, *d* in der Göttinger Horizontale fixirt. Man kann nun auch die Säule *d* drehen und ihren Stachel ebenfalls in das Gesicht einbohren. Die zwei grossen Säulen *e* und *f* dienen dazu, um ihre Stacheln in der vorderen oder hinteren Gegend des Schädels in seiner Medianlinie einzutreiben. Eine in einem Rahmen befindliche Glasplatte, welche auf jede offene Seite des Würfels genau passend befestigt werden kann, vervollständigt den Apparat. Der eingespannte Schädel kann nun durch verschiedene Stellung des Würfels in der Norma verticalis, facialis, occipitalis und temporalis mittelst des Lucae'schen Diopters leicht abgezeichnet werden. Während für die Norma verticalis alle Säulen mit ihren Stiften verbleiben können, da sie für den Entwurf der Zeichnung in dieser Schädelansicht nicht hinderlich sind, kommt es vor, dass bei jeder anderen Ansicht die eine oder andere Säule entfernt werden muss. Die Entfernung einer solchen Säule schadet nicht, da die anderen den Schädel hinreichend fixiren. Will man z. B. den Schädel in der Norma facialis zeichnen, so wird der Würfel auf die Seite, wo die Säule *f* sich befindet, gelegt, und die Säule *e* ganz entfernt; da aber die Säulen *c* und *d* doch stellenweise das Gesicht decken, so wird abwechselnd die eine oder die andere bei der Zeichnung der einen Seite des Gesichtes entfernt und nach Vollendung dieser wieder angebracht. Für eine Zeichnung in der Norma occipitalis genügt die Entfernung der Säule *f*, für eine solche der Norma temporalis die der Säulen *a* oder *b*. Es kann somit der Schädel, der dauernd in der Göttinger Horizontale fixirt ist, in jeder Ansicht mit Ausnahme der Norma basilaris abgezeichnet werden. Für diese muss der Schädel neu eingestellt werden, in der Weise, dass das Foramen occipit. magnum nach aufwärts gerichtet ist. —

Zu den Resultaten meiner Untersuchungen gelangte ich durch Combination der Methoden, der der Stifte und der graphischen Methode. Auf den glatt rasirten Schädel trug ich mit Tusche, feinem Pinsel und einem aus Pappendeckel verfertigten, also leicht um die Contouren des Schädels anlegbaren Lineal, diejenigen Striche und Punkte auf, die mit bestimmten Hirnfurchen oder Windungstheilen in Beziehung stehen sollten. Dabei achtete ich darauf, möglichst jede Hautverschiebung zu verhüten und war die Haut nach Trennung des Schädels vom Halse sehr verschieblich, so suchte ich diese theils durch Nähte, theils durch Eintreiben kleiner Nägel durch die Haut in den Knochen zu fixiren. Der so behandelte Schädel wurde nun in den soeben beschriebenen Holl'schen Apparat eingespannt

und zwar so, dass die verschiebbaren Stacheln der grossen Träger den Occipital- und Frontalpol, die der zwei kleineren vorderen den Infraorbitalpunkt, den Punkt über dem Foramen infraorbitale, und die der zwei anderen kleineren den Ohrpunkt, den an der oberen Wurzel des Processus zygomaticus des Os temporis oberhalb des Einganges des Meatus ext. gelegenen Punkt fixirten. Alle diese Punkte wurden, um bei einem abermaligen Aufspannen des Schädels genau wieder von den Stiften getroffen werden zu können, mit einem Bohrer soweit angebohrt, dass die Spitze der Stifte in die kleinen Bohröffnungen hineinpasste. Nun wurde mittelst eines Lucae'schen Diopters der Contour der gewünschten Ansicht des hautüberzogenen Schädels und die auf seine Oberfläche aufgetragenen Linien und Punkte auf die Glasplatte aufgetragen, diese Zeichnung dann auf durchsichtiges Papier übertragen. — Der grosse Vortheil, den dieser einfache Apparat gegenüber der Eingipsung des Schädels nach Heffter bietet ist der, dass an ein und demselben Schädel jede Ansicht — Norma verticalis, temporalis, frontalis, occipitalis aufgenommen werden kann; man braucht bloss die Stellung des Würfels und mit ihm die der Glasplatte entsprechend zu ändern. — Hierauf wurde der Schädel aus dem Apparate herausgenommen, in die Linien und Punkte seiner Oberfläche mit scharfem Skalpell Einschnitte bis auf das Periost gemacht. In diese Einschnitte wurde ein Drillbohrer auf den Knochen angesetzt und dieser in senkrechter Richtung an den betreffenden Stellen angebohrt; dann wurden nach Broca's Methode hölzerne Stifte durch diese Löcher in das Gehirn eingeführt. Hierauf wurden Haut und Periost mittelst Skalpell und Schaber entfernt und der Schädel wieder in den Apparat eingespannt, es wurde sein Contour mit den Nähten und Bohrlöchern in der gewünschten Ansicht auf die Glasplatte gezeichnet, und diese Zeichnung mit einem andersfarbigen Stifte in die vorige Zeichnung auf das durchsichtige Papier übertragen. Die die Bohrlöcher bezeichnenden Punkte dieser Zeichnung mussten bei correctem Vorgehen gerade genau auf die Linien bezw. Punkte der vorigen Zeichnung fallen. Der Schädel wurde dann aus dem Apparate wieder herausgenommen und das Schädeldach entweder ganz oder — wenn nur die eine Hälfte Object der Untersuchung war, — halb abgesägt, so dass die tiefst gelegenen Bohrlöcher noch in den Schnitt fielen. Nach sorgfältiger Entfernung der Dura mater und weichen Hirnhäute wurde der Schädel wieder in den Apparat gebracht, und die Zeichnung der in Frage stehenden Furchen und Windungen auf die Glasplatte entworfen, welche dann wieder mit einer anderen Farbe in die zweite Zeichnung eingetragen wurde. Bei richtiger Construction der Linien und Punkte auf die Schädeloberfläche mussten diese mit den ihnen supponirten Furchen und Gehirnoberflächenpunkten genau übereinstimmen. Die von mir angewandte Combination der Broca'schen Methode der Stifte und

der Landzert-Hefftl'er'schen graphischen Methode dienten mir so zur Controlle meiner Untersuchungen und dazu, das Resultat derselben in einer Zeichnung niederlegen zu können.

Zur leichteren und sicheren Construction der mir bestimmte Furchen bezw. Grenzen auf die Schädeloberfläche projicirenden Linien benützte ich zwei fixe Linien, die an jedem Schädel zu Anfang der Untersuchung construirt wurden. Erstens die sogenannte Göttinger Horizontale (Taf. XVIII, Fig. 2 G), eine Linie vom Infraorbitalpunkt zum Ohrpunkt, in welcher der Schädel im Holl'schen Apparate genau horizontal fixirt wurde. Die zweite Linie, die Auricularlinie (Taf. XVIII, Fig. 2, A), wird vom Ohrpunkte aus genau senkrecht auf die erste gezogen; sie endet am Scheitel des Schädels hinter dem Bregma.

### 1. Fissura cerebri lateralis (Sylvii).

Der Verlauf der Fissura Sylvii wird durch eine Linie bestimmt, die von der Mitte des äusseren Orbitalrandes (Gegend des äusseren Augenwinkels) bis unmittelbar unter den höchsten Punkt des Tuber parietale gezogen wird (Taf. XVIII, Fig. 2, *FS* Linea orbito-subparietalis). Das obere Ende der Fissura Sylvii findet sich in vielen Fällen am Ende dieser Linie, in manchen aber etwas weiter vorne, also unter und etwas frontalwärts vom höchsten Punkte des Tuber parietale. Das andere, untere Ende liegt am Kreuzungspunkt der vorigen Linie mit einer Linie, die vom höchsten Punkte des Tuber frontale zum oberen Theile der hinteren Fläche des Processus mastoideus (gegen das Foramen mastoideum) gezogen wird, Taf. XVIII, Fig. 2, *e*; der Kreuzungspunkt entspricht dem obersten hinteren Antheil der Facies temporalis des grossen Keilbeinflügels.

Die Linie *FS* trifft gewöhnlich die Spitze des grossen Keilbeinflügels an ihrer Verbindungsstelle mit der Schuppe des Schläfenbeines und der des Seitenwandbeines, am sogenannten Stephanion, zieht unmittelbar über die vordere obere Hälfte der Schuppennaht hinüber und schneidet in ihrem occipitalen Antheile die Linea semicircularis des Seitenwandbeines, ein Verlauf, wie er auch den Angaben Hefftl'er's über die Fissura Sylvii vollkommen entspricht. — Zieht man diese Linie weiter über die hintere Circumferenz des Schädels unter den höchsten Punkt des Tuber parietale der anderen Seite und von hier bis zur Mitte des äusseren Orbitalrandes (Gegend des äusseren Augenwinkels) der entgegengesetzten Seite, so giebt sie auch den Verlauf der Fissura Sylvii dieser Seite.

Betrachtet man das Verhältniss der die Fissura Sylvii auf die Schädeloberfläche projicirenden Linie zu den darunter liegenden Knochen bei Männer- und Weiberschädeln, so findet man mit allerdings geringen Ab-



weichungen einen Geschlechts-Unterschied. Während beim Manne die Schuppe des Schläfenbeines und ebenso der grosse Flügel des Keilbeines an der lateralen Schädeloberfläche höher hinaufreichen, sind beide beim Weibe gewöhnlich etwas niedriger, so dass sich hieraus im Verhalten des Verlaufes der Fissura Sylvii zu diesen Knochen bei beiden Geschlechtern kleine Differenzen ergeben. Während beim Manne die Fossa Sylvii dem äusseren hinteren Theil der Superficies temporalis des grossen Keilbeinflügels entspricht und die Fissura Sylvii im weiteren Verlauf den oberen Rand der Schläfenschuppe tangiren oder sogar einen Theil derselben abschneiden kann, rücken diese Punkte beim Weibe entsprechend der geringeren Höhe jener Knochentheile scheinbar etwas höher an der Schädelaußenfläche hinauf. Dies ändert aber an der Construction der Linie nichts.

## 2. Sulcus centralis.

Den Verlauf des Sulcus centralis zeigt eine Linie an, die von der Mitte des Arcus zygomaticus zum Tuber parietale der entgegengesetzten Seite und zwar zu seiner hinteren Peripherie gezogen wird (Taf. XVIII, Fig. 2, *Sc* Linea zygomatico-retroparietalis); verlängert man diese Linie gerade weiter fort, so kommt man durch die Mitte der äusseren Fläche gerade zur Spitze des Processus mastoideus der anderen Seite. Da die Mitte der Jochbrücke nicht immer mit Sicherheit zu palpiren ist, so ist es von Vortheil, den Ausgangspunkt der in Rede stehenden Linie in einer anderen Weise zu bestimmen. Man theilt eine von der Mitte des äusseren Orbitalrandes (Gegend des äusseren Augenwinkels) zum Ohrpunkte gezogene Gerade (Taf. XVIII, Fig. 2, *a*, Linea orbito-auricularis) in drei gleiche Theile; die Verbindungsstelle des hinteren mit dem mittleren Drittel zeigt den Ausgangspunkt der Projectionslinie für den Sulcus centralis an; diese wird dann in derselben Weise, wie früher angegeben wurde, ausgeführt.

Die den Sulcus centralis anzeigende Linie schneidet immer den Punkt in welchem sich eine vom Bregma auf die Göttinger Horizontale senkrecht gerichtete Praeauricularlinie (Taf. XVIII, Fig. 2, *P*) mit der Linea orbito-subparietalis (für die Fissura Sylvii, Taf. XVIII, Fig. 2, *Fs*) kreuzt. Bei bereits erfolgter Bestimmung dieses Punktes kann die Projection der Fissura centralis auch auf einem kürzeren Wege durch eine Linie bestimmt werden, die von diesem Kreuzungspunkte zur hinteren Peripherie des Tuber parietale der anderen Seite verläuft. Diese Linie nach unten vorne verlängert, führt an den vorderen Rand des Musculus masseter, was besonders für diejenigen Fälle bemerkenswerth sein könnte, in welchen wegen bedeutender Fettablagerung die Länge des Arcus zygomaticus nicht mit der erforderlichen Sicherheit

abgetastet und gemessen oder die Linea orbito-auricularis aus irgend welchen Gründen nicht construirt werden kann, während der vordere Rand dieses Muskels bei seiner Contraction auf jeden Fall deutlich fühlbar ist. Die Linie *Sc* zeigt an ihrer Kreuzungsstelle mit der Linea orbito-subparietalis *FS* das untere Ende des Sulcus centralis an, welches nur wenige Millimeter, etwa 2 bis 5 mm darüber liegt, mit ihrem die Sutura sagittalis treffenden Theil das einige Millimeter lateral von dieser gelegene obere Ende desselben an. Es liegt 4, 4.8 bis 5 cm hinter dem Punkt, bei welchem die Ohrlinie die Sutura sagittalis schneidet. Das obere Ende des Sulcus centralis liegt sohin eben soweit hinter dem Bregma; das untere Ende 2, 2.8 bis 3 cm hinter der Kranznaht, was ganz entsprechend den Angaben Hefftler's ist.<sup>1</sup>

Der Sulcus centralis zeigt, besonders in seiner Mitte zwischen oberem und unterem ziemlich fixem Ende Abweichungen vom geradlinigen Verlauf, indem er hier fast immer geschlängelt verläuft, bald mehr, bald weniger, und oft weist er, besonders lateral von seiner Mitte eine stärkere Knickung, das sogenannte „Knie“ der Fissura Rolandi, auf. Immerhin aber giebt die bezeichnete Linie den Verlauf dieser Furche der Wirklichkeit so nahekommend wieder, dass eine auf ihr aufgesetzte Trepankrone von 1½ bis 2 cm Durchmesser die Fissura centralis immer treffen wird.

### 3. Fissura parieto-occipitalis.

Um die Fissura parieto-occipitalis auf die Schädeloberfläche zu projiciren, ziehe man eine Linie von der hinteren Fläche des Processus mastoideus der einen Seite zum höchsten Punkte des Tuber parietale der anderen Seite (Taf. XVIII, Fig. 2, *Ep*o, Linea retromastoideo-parietalis). Dieselbe kreuzt das hintere Ende der Sutura sagittalis bei ihrem Zusammentreffen mit der Lambdanaht zur Bildung des Asterion und giebt in ihrem lateral von der Mittellinie gelegenen oberen Theile den lateralen Antheil der Fissura parieto-occipitalis. Für diejenigen Fälle, in welchen der Scheitel

<sup>1</sup> Dass die soeben erwähnte, sowie jede andere Linie den ganzen Verlauf der ihr entsprechenden Furchen nicht haarscharf wiedergeben wird, ist selbstverständlich, da ja die Furchen mehr oder weniger geschlängelt sind. Es handelt sich ja aber auch nur darum, den genauen Richtungsverlauf der Furche zu kennen; denn ob nun die Furche in einzelnen Theilen ihren Lauf einige Millimeter vor oder hinter der ihr ent-

der Lambdanaht deutlich durchzupalpieren ist, kann man bei der Bestimmung der Fissur auch von diesem ausgehen, da unmittelbar vor und einige Millimeter lateralwärts von demselben (entsprechend dem Sinus longitudinalis superior) die Fissur liegt.

Durch die bisher beschriebenen Linien ist es möglich, die einzelnen grösseren Hirnabschnitte von einander zu trennen. So giebt die erste, die Linea orbito-subparietalis *FS* die Grenze zwischen Stirn- und Schläfenlappen einerseits und die Linea (masseter) zygomatico-retroparietalis *Sc* die Grenze zwischen Scheitel- und Stirnlappen andererseits, während die Linea retromastoideo-parietalis *Fpo* die Grenze zwischen Scheitel- und Hinterhauptlappen anzeigt.

#### 4. Sulcus praecentralis superior und inferior.

Was nun den Stirnlappen betrifft, so wird der Sulcus praecentralis superior und inferior (Taf. XVIII, Fig. 2, *Sprc*) durch eine Linie bestimmt, die vom Verbindungspunkt des mittleren und vorderen Drittels des Jochbogens, oder besser, vom Mittelpunkt der Linea orbito-auricularis (Taf. XVIII, Fig. 2, *a*) zum höchsten Punkte des Tuber parietale der entgegengesetzten Seite gezogen wird. Auf's knöcherne Schädeldach projicirt, liegt sie in ihrer ganzen Länge hinter der Sutura coronalis; mit ihrem oberen Ende 2 bis 3 <sup>cm</sup>, mit ihrem unteren Ende im Mittel 1 <sup>cm</sup> dahinter und einige Millimeter über der Fissura Sylvii.

#### 5. Sulcus frontalis superior.

Dem Sulcus frontalis superior, welcher ziemlich häufig Variationen unterworfen ist, entspricht im Allgemeinen eine Linie (Taf. XVIII, Fig. 2, *Sfs*), die von dem Mittelpunkt der Verbindungslinie zwischen höchstem Punkte des Tuber frontale und Medianlinie mit letzterer etwas divergirend nach hinten bis in die den Sulcus praecentralis anzeigende Linie gezogen wird. — Zwischen ihr und der Medianlinie trifft man immer den Gyrus frontalis superior. — Bei Berührung der häufig vorkommenden Variationen des Sulcus frontalis superior habe ich vor allen anderen die Verschiebungen desselben nach beiden Seiten, lateral und medial im Auge, so dass in Folge derselben der Gyrus frontalis primus bald etwas breiter, bald etwas schmaler, bezw. der Gyrus frontalis medius bald etwas schwächer, bald ein bisschen dicker ausfällt. Die laterale Verschiebung findet ziemlich häufig bis un-

schiebung wohl selten über die oben beschriebene Linie hinweg statt. Am besten wird man also fahren, für den Sulcus frontalis I im Mittel eine Linie zu nehmen, die vorne etwas medialwärts vom Tubergipfel beginnt und mit der Medianlinie nach hinten divergiert.

Der Gyrus frontalis medius entspricht somit immer zum mindesten dem Gipfel des Tuber frontale und seinem lateralen Antheile, durch welche hindurch man denselben immer sicher treffen kann.

### 6. Sulcus frontalis inferior.

Der Sulcus frontalis inferior (Taf. XIX, Fig. 2, *Sf*) als Grenze zwischen Gyrus frontalis medius und inferior wird im Allgemeinen durch eine Linie angezeigt, welche der Linea temporalis, die fast immer ganz deutlich durchzufühlen ist, entspricht. Sollte die Linea temporalis einmal im Stiche lassen, so hätte man am oberen vorderen Rande des contrahirten Musculus temporalis einen sicheren Anhaltspunkt. Zu bemerken wäre noch, dass der Sulcus frontalis inferior mit seinem vordersten Antheile oft einige Millimeter unter der Linea temporalis liegt und in vielen Fällen eine Krümmung mit kleinerem Radius als die Temporallinie macht; mit seinem mittleren Theile erhebt er sich oft über die letztgenannte Linie. Nach hinten oben allmählich aufsteigend kann er sich bis auf höchstens 0.5 bis 0.8 cm von der Temporallinie entfernen.

### 7. Sulcus interparietalis.

Am Scheitellappen entspricht die Grenze zwischen Lobulus parietalis superior und inferior dem Sulcus interparietalis. Dieser wird durch eine Linie (Taf. XVIII, Fig. 2, *St*) bestimmt, die an der Grenze zwischen mittlerem und lateralem Drittel einer Verbindungslinie (Taf. XVIII, Fig. 2, *v*) zwischen der Sutura sagittalis und dem höchsten Punkte des Tuber parietale beginnt nach hinten gegen die Protuberantia occipitalis gezogen und nach vorne etwas geschweift, mit der Concavität nach aussen gegen die die Fissura centralis anzeigende Linie verlängert wird. Die Linie convergiert also von vorne nach hinten mit der Medianlinie entsprechend der Breitenabnahme des Lobulus parietalis superior nach derselben Richtung hin.

Nach vorne hin divergiert sie entsprechend der Breitenzunahme des Läppchens in dieser Richtung und mündet auch in jene Linie, die den Verlauf des Sulcus postcentralis auf die Schädeloberfläche anzeigt.

### 8. Sulcus postcentralis.

Die Projectionslinie für diese Furche (Taf. XVIII, Fig. 2 *Sp*), welche parallel dem Sulcus centralis zieht, wird construiert, indem man von einem etwa  $1\frac{1}{2}$  cm hinter dem höchsten Punkte des Tuber parietale der anderen

Seite gelegenen Punkte eine Gerade (Taf. XVIII, Fig. 2, *Spc*), parallel der den Sulcus centralis anzeigenden Linie zur Linea orbito-auricularis (Taf. XVIII, Fig. 2, *a*) verbindet.

### 9. Abgrenzung des Scheitellappens.

Eine strenge Grenze des Parietallappens gegen den Schläfelappen ist uns nur in seinem vorderen Antheile durch das hintere Ende der Fissura Sylvii gegeben, während in seinen hinteren Antheil die Sulci und Gyri temporales übergehen. Immerhin giebt eine beiläufige Scheidung beider Lappen auch in ihren hinteren Theilen eine Linie, die von dem Gipfel des Tuber frontale der anderen Seite, lateral am Tuber parietale vorbei zur Protuberantia occipitalis externa gezogen wird (Taf. XVIII, Fig. 2, *d*). Selbstredend ist diese Linie nur in ihrem hinteren Antheile (von der Gegend des Tuber parietale bis gegen die Protuberantia occipitalis externa) massgebend.

### 10. Abgrenzung des Schläfenlappens.

Was den Schläfenlappen betrifft, so ist seine obere Grenze gegeben durch die die Fissura Sylvii darstellende Linie *FS* in seinem vorderen und durch die soeben beschriebene Linie (Taf. XVIII, Fig. 2, *d*) in seinem hinteren Antheile. Um die Linie zu construiren, die die untere Grenze des Schläfenlappens anzeigt, bedient man sich zweier fixer Punkte; der eine ist die Mitte des äusseren Orbitalrandes, der andere eine auf der Aussenfläche des Processus mastoideus fast an jedem Schädel — an meinen Objecten war es immer der Fall — leicht durchpalpирbare Leiste. Diese Leiste (Taf. XVIII, Fig. 2  $\times$ ), man könnte sie als Crista supramastoidea bezeichnen, erscheint als Fortsetzung der sich über den Porus acusticus externus fortsetzenden oberen Wurzel des Processus zygomaticus des Schläfebeines, sie zieht anfangs ziemlich horizontal, dann in einem mit der Convexität nach hinten stehenden Bogen oberhalb der äusseren Fläche des Processus mastoideus hinweg und endet am hinteren unteren Rande der Schläfenschuppe. Unmittelbar hinter dieser Crista trifft man den Angulus mastoideus des Seitenwandbeines. Verbindet man die Mitte des äusseren Orbitalrandes mit dem erhabendsten durchpalpирbaren Punkte dieser Crista supramastoidea durch eine Linie (Taf. XVIII, Fig. 2, *b*) so giebt sie die untere Grenze des Schläfenlappens in den zwei vorderen Drittheilen desselben an. Zur Bestimmung der unteren Grenze des Schläfenlappens in seinem hinteren Drittel und gleichzeitig der unteren Grenze des Hinterhauptlappens, muss man sich, weil die erwähnte Linie in ihrer geraden Fortsetzung nach hinten von der Grenze abkommt, einer anderen weiter unten zu beschreibenden Linie (Taf. XVIII, Fig. 2, *c*) bedienen.

Die soeben beschriebene Linie nähert sich von vorne nach hinten immer mehr dem Jochbogen, trifft ihn aber nicht, sondern ist auch in der Gegend seiner Wurzel, wo sie ihm am nächsten kommt, immer etwa 2 bis 3 mm von ihm entfernt. — Sollte die Crista einmal so schwach entwickelt sein, dass sie nicht durchpalpirbar wäre, dann kann man die soeben beschriebene Linie durch eine andere Gerade ersetzen, die von der Mitte des äusseren Orbitalrandes zur Protuberantia occipitalis externa zieht, die allerdings in ihrem hinteren Antheile gewöhnlich zu tief fällt.

Hinten geht der Temporallappen in den Occipitallappen über und eine Grenze zwischen beiden aufzustellen ist schwierig. In den Fällen, wo die Lambdanaht durchzufühlen ist, wäre sie beiläufig durch diese gegeben. Wollte man aber diese Grenze auf die Schädeloberfläche projiciren, so wäre sie durch eine Linie gegeben, die von der hinteren Fläche des Processus mastoideus zur Gegend der Fissura parieto-occipitalis hinzieht. Oder man kann hierzu jene Linie benützen, die zur Projection der Fissura parieto-occipitalis angegeben wurde. Diese Linie giebt dann mit ihrem mittleren Abschnitte, oberhalb der später zu beschreibenden unteren Begrenzungslinie des Occipitallappens die Grenze zwischen diesem und dem Temporalappen an.

Die vordere Grenze des Schläfenlappens, der Temporalpol, fällt mit der Rinne an der Superf. temp. des grossen Keilbeinflügels zusammen. Die Superf. cerebr. und temp. entsprechen sich hinsichtlich ihrer Form und Ausdehnung nicht, denn der vordere Antheil der ersteren rollt sich nach innen und oben zur unteren Begrenzung der Fissura sphenoidalis und lateralen Begrenzung der Orbita um, während der vordere Antheil der Superficies temporalis der zur Verbindung mit dem Stirn- und Jochbeine dienenden vorderen Kante entspricht. Den Temporalpol bestimmt man durch einen Punkt, der durch Kreuzung zweier Linien gegeben wird. Die eine Linie zieht parallel der Göttinger Horizontale von der Mitte des äusseren Orbitalrandes nach hinten; die zweite parallel der Praeauricularlinie von der Verbindung des vorderen und mittleren Drittels des Jochbogens oder von einem in der Mitte der vorderen Hälfte des mittleren Drittels der Linea orbito-auricularis gelegenen Punkte nach oben. — Ein in den Kreuzungspunkt dieser beiden Linien horizontal eingestossener Stift trifft gerade das vordere Ende des Temporalpoles. Der Punkt liegt unter und etwas vor jenem Punkte, der den Anfang der Fissura Sylvii auf die Schädeloberfläche projicirt.

## 11. Abgrenzung des Hinterhauptlappens.

Der Occipitallappen wird nach vorne zum Theile durch eine Linie begrenzt, welche der Projectionslinie für die Fissura parieto-occipitalis ent-

spricht und welche nach aussen bis in die Projectionslinie des Sulcus interparietalis zieht. Die laterale Grenze gegen den Schläfen- und Parietallappen ist gegeben durch die in manchen Fällen durch die Haut hindurch fühlbare Sutura mastoidea, bezw. durch den mittleren Antheil der Linie, die zur Construction der Fissura parieto-occipitalis dient, und der unmittelbar über der nun zu beschreibenden Linie liegt. Die Grenze nach unten gegen das Kleinhirn zeigt eine Linie (Taf. XVIII, Fig. 2, c) an, die vom Anfange der Linea temporalis etwa 1 cm über dem äusseren Augenwinkel in gerader Richtung bis unmittelbar ober die Protuberantia occipitalis externa hinzieht. Die Linie trifft die Crista supramastoidea am Angulus mastoideus des Seitenwandbeines und giebt von hier bis zur Protuberanz die Grenze gegen das Kleinhirn an. Beiläufig entspricht dieser Grenze hinter dieser letzteren Stelle der Ansatz der Nackenmusculatur am Hinterhaupte (was besonders für jene Fälle bemerkbar ist, in denen die Protuberantia occipitalis externa nicht sicher durchzufühlen ist). Sollte einmal die Linea temporalis nicht durchzupalpieren sein, so kann man sich die Linie von einem 1 cm über und etwas medial dem äusseren Augenwinkel gelegenen Punkte, oder von der Mitte des äusseren Orbitalrandes in gerader Richtung gegen die Protuberantia occipitalis externa ziehen. Zu bemerken wäre aber, dass letztere Linie in ihren hinteren, massgebenden Theilen, wenn gerade gezogen, fast immer zu hoch, also zu weit vor die Protuberantia fällt. Die angegebene Linie (Taf. XVIII, Fig. 2, c), welche gleichzeitig die untere Begrenzung des Temporallappen in seinem hinteren Antheile darstellt, bildet mit der früher beschriebenen unteren Begrenzungslinie (Taf. XVIII, Fig. 2, b) des vorderen Antheiles des Temporallappens bei der Crista supramastoidea einen nach unten offenen, stumpfen Winkel. Dieser entspricht genau einer an der unteren Mantelkante des Gehirnes vorfindlichen Einknickung, welche durch die Pyramide hervorgerufen wird. (Das vordere Stück der von dem Anfange der Linea temporalis zur Crista supramastoidea gezogenen Linie dient nur zur Controle der richtigen Construction des massgebenden hinteren Antheiles der Linie von der Crista supramastoidea zur Protuberantia occipitalis externa. Man könnte also als Ausgangspunkt der unteren Grenze des Hinterhauptlappen auch die Crista supramastoidea allein benutzen.)

## 12. Insel und Ganglien des Grosshirns.

Was die Beziehungen des Stammlappens, der Insula, zur Schädel-

Bei der Seitenansicht bildet die Insel, wie Hefftlcr in seiner Arbeit genau beschreibt, eine längliche Erhabenheit, deren Grundfläche ein fast rechtwinkeliges Dreieck bildet. Die Hypothenuse dieses Dreieckes liegt oben, steigt von vorn unten leicht nach hinten oben an; die längere der beiden anderen Seiten liegt unten und steigt auch nach oben hinten, und zwar etwas steiler an; die kürzere Seite liegt vorn und fällt von vorn oben nach hinten unten ab. So kommt der rechte Winkel nach vorn und unten, der spitze nach hinten und oben zu liegen. Mit Ausnahme der Gegend des rechten Winkels, dem sogenannten Inselfole (Broca<sup>1</sup>), ist die Insel von der Basis der überwölbenden Theile des Hirnmantels durch eine nichtcontinuirliche Rinne, den Sulcus circularis Reilii abgegrenzt. Am Inselfole erhebt sich zwischen hinterem Ende des Stirnlappens und oberer Fläche der Spitze des Schläfenlappens ein glatter Wulst, der beide genannten Hirntheile in Verbindung setzt, die sogen. Inselfchwelle, Limen insulae. Abgesehen von diesem glatten Theile ist die Oberfläche der Insel mit Windungen versehen, die von dem rechten Winkel von unten nach vorn, oben und hinten fächerartig ausstrahlen, gewöhnlich 5 bis 7 an der Zahl. — Diese Windungen der Insel sind durch Furchen von einander getrennt, die an der Hypothenuse beginnend nach unten und vorn gegen den rechten Winkel hin in gerader Richtung verlaufen, ohne jedoch diesen zu erreichen. Nur eine dieser Furchen, gewöhnlich zwischen der dritten und vierten oder zwischen der vierten und fünften vorderen Windung gelegen, reicht immer bis zum rechten Winkel selbst herab. Sie ist viel tiefer als die andere und constant. — Hefftlcr nennt sie Fissura interinsularis, Inselfurche. — Durch diese Furche ist die Insel in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt getrennt, während sie die Fissura Sylvii in eine obere und eine untere Hälfte scheidet.

Bei der Projection des Stammlappens auf die seitliche Schädeloberfläche (Taf. XVIII, Fig. 2) braucht man sich nur an die die Fissura Sylvii vergegenwärtigende Linie zu halten und auf ihrem unteren Ende das früher beschriebene Dreieck so zu construiren, dass seine Fläche durch die Fissur selbst in einen oberen und unteren Theil, bezw. in ein oberes und unteres spitzwinkeliges Dreieck getheilt wird. Die vordere kurze Seite des ganzen Dreieckes ist auf etwa 3 bis  $3\frac{1}{2}$  cm, die Hypothenuse auf 5 bis 6 cm und die dritte Seite auf im Mittel 4 cm zu veranschlagen. — Senkrecht auf die Gegend des unteren Endes der Fissura Sylvii eingestossen, trifft man also die Insel und in unmittelbarem Anschlusse daran die Stammganglien.

<sup>1</sup> Schwalbe, *Lehrbuch der Neurologie*. Erlangen 1881. S. 532 und 533.



Bei der Scheitelansicht des Schädels (Taf. XIX, Fig. 5) ergibt sich, dass die auf der Göttinger Horizontale senkrecht stehende Ohrlinie lateral von der die obere Stirnfurche anzeigenden Linie die Insel schneidet und sie dabei in einen etwas kleineren vorderen und einen etwas grösseren hinteren Abschnitt theilt. Der vordere erstreckt sich bis fast zur Mitte zwischen Ohrlinie und Stirnpol, der hintere, von dem Sulcus frontalis superior nach hinten lateral abweichend, bis an, in einigen Fällen sogar über den Sulcus praecentralis hinaus. Ein auf der Ohrlinie lateral von der die erste Stirnfurche darstellenden Linie senkrecht eingestochener langer Stift trifft daher den vorderen Antheil des Stammlappens, welcher auch noch weiter nach vorn in der mittleren Entfernung von  $\frac{3}{4}$  bis 1 cm lateral vom Sulcus front. sup. zu treffen ist. Nach hinten zu wächst von jenem Punkte der Ohrlinie die laterale Entfernung der Insel von der Stirnfurche bis 1—1½ cm. — Die Kranznaht liegt wegen ihrer mit der Concavität nach vorn gerichteten Krümmung in dieser Gegend vor der Ohrlinie, so, dass der durch diese Naht abgeschnittene vordere Theil des Stammlappens kleiner ausfällt und sich dann die Verhältnisse den Angaben Hefftlers nähern, nach denen vor der Kranznaht das vordere Drittheil des Stammlappens liegt.

An demselben Horizontalschnitt der Hemisphäre, an dem die Verhältnisse des Stammlappens in der Scheitelansicht des Schädels dargestellt wurden, lassen sich auch die Beziehungen der unmittelbar medial an denselben sich anreihenden Stammganglien als: Corpus caudatum, Thalamus opticus, Linse, Claustrum und der Capsula ex- und interna ermitteln. Der ganze Complex liegt also in frontaler Richtung zwischen Stammlappen und Medianlinie, von dieser jedoch um etwa  $\frac{1}{2}$  cm entfernt. In sagittaler Richtung wird die hintere Grenze des Gangliencomplexes gegeben durch den vorderen Rand der den Sulcus praecentralis anzeigenden Linie, während die vordere Grenze im lateralen Antheile, entsprechend dem Claustrum, der Capsula externa und Linse, beiläufig der Ohrlinie entspricht. im medialen Antheile aber, dem Streifenhügel entsprechend, ziemlich weit (etwa  $\frac{1}{2}$  cm) vor der Ohrlinie liegt, indem diese das Corpus caudatum so schneidet, dass etwas mehr als die Hälfte desselben vor ihr liegt. — In dem annähernd viereckigen Raume zwischen der Projectionslinie des Stammlappens und Medianlinie einerseits, zwischen Ohrlinie und der dem Sulcus praecentralis entsprechenden Linie andererseits trifft man durch verticale

Betrachtet man das Verhalten der Stammganglien in der Scheitelsicht zu den Stirnwindungen, so ergibt sich, dass die obere Stirnwindung in ihrem hinteren Theile dieselben zum grössten Theile bis an den Sulcus praecentralis deckt. Nach vorn zu liegt unter ihrer Mitte bis etwa  $1\frac{1}{2}$ , bis 2<sup>cm</sup> vor der Ohrlinie das Corpus caudatum.

Die zweite Stirnwindung tritt nur mit ihrem medialen hinteren Abschnitt zwischen Sulcus praecentralis und Ohrlinie einerseits, zwischen Stammlappen und Sulcus frontalis superior andererseits zu den Stammganglien in Beziehung. Bei der Projection deckt der erwähnte Abschnitt der 2. Stirnwindung die laterale Hälfte der Linse, die Capsula externa und das Claustrum.

Bei der Frontalansicht des Schädels (Taf. XIX, Fig. 3) ergibt sich, dass man, lateral vom Gipfel des Tuber frontale, also lateral von der den Sulcus frontalis superior projicirenden Linie, die Insel trifft; die ihr entsprechende Stelle erstreckt sich lateral in horizontaler Richtung durch die ganze Breite der zweiten Stirnwindung hin. Die Ausdehnung nach oben ist verschieden, medial immer grösser als lateral, weil die Begrenzungsänder von der Mittellinie gegen lateral hin immer mehr sich einander nähern. — Die grösste Entfernung beider Ränder dürfte kaum 2<sup>cm</sup> überschreiten, so dass man also unmittelbar lateral vom Sulcus frontalis superior an bis auf höchstens 2<sup>cm</sup> hinauf das mediale Ende der Insel trifft und, wenn man in horizontaler Richtung bis gegen das laterale Ende des Gyrus frontalis medius geht, in die Gegend der Fossa Sylvii kommt. — Medial an die Insel, also auch medial an den Sulcus frontalis superior, schliessen sich die Stammganglien an; sie erstrecken sich in derselben Horizontale bis einige Millimeter von der Mittellinie entfernt. Ihre Ausdehnung nach oben ist gewöhnlich etwas grösser als die der Insel. — Das Claustrum entspricht in vielen Fällen gerade dem Sulcus frontal. I oder kommt haarscharf medial davon zu liegen, so dass dann der Sulcus genau die Grenze zwischen Insel und Stammganglien darstellt und letztere in gedachter Höhe der ersten Stirnwindung entsprechen.

Bei der Occipitalansicht des Schädels (Taf. XIX, Fig. 4) ergibt sich, dass bei der Projection Stammlappen und Stammganglien zum unteren und oberen Scheitelläppchen, in Folge dessen auch zum Sulcus interparietalis, in Beziehung treten. Dabei spielt die diesen Sulcus auf die Oberfläche projicirende Linie eine ähnliche Rolle, wie die dem Sulcus front. superior entsprechende, indem auch sie beiläufig die Insel von den Stammganglien trennt. Der Sulcus interparietalis (*Si*) ist also bei Projection dieser Gebilde auf die Schädeloberfläche zu benützen; ebenso auch eine zweite, schon bekannte Linie, die uns zur Aufsuchung der Fissura parieto-occipitalis diene: die Linea retromastoideo-parietalis (Taf. XIX, Fig. 4, *Fpo*).

Sie bildet mit der vorigen Linie einen äusseren, gewöhnlich grösseren und einen inneren kleineren Winkel. Im lateralen oberen Winkel nun ist das mediale Ende der Tiefe der Fissura Sylvii, also der Stammlappen zu treffen. Seine untere Begrenzung ist durch das diesen Winkel bildende Stück der Linea retromastoideo-parietalis gegeben. Die mediale Begrenzung, entsprechend den durchschnittenen Inselwindungen gezackt, zieht lateral an den Sulcus interparietalis unmittelbar anschliessend bis auf etwa 2 cm nach oben, jedoch nicht in der von hinten innen und unten nach vorn aussen und oben gehenden schiefen Richtung derselben, sondern ziemlich senkrecht aufsteigend, so dass nur der untere Theil dieser medialen Grenze lateral von der Linie, der obere Theil dagegen medial von derselben zu liegen kommt. An den Stammlappen schliessen sich medial von dem Sulcus interparietalis die Stammganglien an und erstrecken sich bis gegen die Medianlinie. Eine Horizontale von der Mittellinie durch den Kreuzungspunkt des Sulcus interparietalis und der Linea retromastoideo-parietalis bildet die untere Begrenzungslinie der Stammganglien und gleichzeitig auch der Insel. Ein in horizontaler Richtung über dieser Begrenzungslinie nach vorn gehender Stich trifft demnach im Bereich des unteren Scheitelläppchens den Stammlappen, im Bereich des oberen Scheitelläppchens dagegen die Stammganglien. —

Wichtig ist nun die Frage, ob sich die Resultate dieser Untersuchungen auf jeden normal gebildeten Schädel — sei es ein Lang- oder Kurzschädel — anwenden lassen, oder mit anderen Worten, ob eine Constanz des Verhältnisses gewisser Punkte der Schädeloberfläche zur Hirnoberfläche ohne Rücksicht auf den Typus der Schädelbildung vorhanden ist. Dass diese Frage mit „Ja“ zu beantworten ist, ergibt sich aus nachstehender Zusammenstellung einiger der Schädel, die als Substrat meiner Untersuchungen dienten und an denen allen die auf die Schädeloberfläche aufgetragenen Linien und Punkte gleich genau den ihnen supponirten Furchen, bezw. Windungen und Bezirken der Gehirnoberfläche entsprachen.

	I	II	III	IV
Horizontalumfang . . .	51 cm	49 cm	59 cm	60 cm
Längsdurchmesser . . .	16.5 „	16 „	19.5 „	20 „
Querdurchmesser . . .	14.5 „	13.5 „	15 „	14 „
Biauriculardurchmesser .	12.0 „	11.5 „	14 „	13.5 „
Längenbreitenindex . . .	87.8 „	84.8 „	76.8 „	70 „

Es sind in dieser Auslese der Schädel vom hyperbrachycephalen bis zum dolichocephalen Typus hin alle Abstufungen vorhanden und bei allen konnten in ganz gleicher Weise die Projectionslinien und Punkte zur Ausföhrung gebracht werden. Es kann wohl vorausgesetzt werden, dass es sich nicht um zufällige Uebereinstimmung bei den einzelnen Typen handelt, dass man also den Schluss ziehen darf, dass die angegebene Methode an jedem Schädel, gleichviel ob er diesem oder jenem Typus angehöre, in Anwendung gebracht werden kann.

---

## Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XVIII u. XIX.)

**Fig. 1.** Apparat zur horizontalen Einstellung des Schädels (nach Holl).

**Figg. 2, 3, 4 und 5** zeigen die Projections- und Hilfslinien auf dem horizontal eingestellten Schädel bei erhaltener glattrasirter Kopfhaut (in *Norma temporalis*, *frontalis*, *occipitalis* und *verticalis*).

Die **Figg. 2a, 3a, 4a und 5a** zeigen die gleichen Linien auf dem knöchernen Schädeldach.

Die **Figg. 2b, 3b, 4b und 5b** zeigen die gleichen Linien auf dem blossgelegten Gehirn.

### Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

*G* = Göttinger Horizontale, *A* = die senkrecht darauf errichtete Auricularlinie, *P* = die Praeauricularlinie, *x* = Gegend der Crista supramastoidea, *Sc* = Sulcus centralis (Linea zygomatico-retroparietalis), *Sprc* = Sulcus praecentralis, *Spc* = Sulcus postcentralis, *S.i.* = Sulcus interparietalis, *FS* = Fissura Sylvii (Linea orbito parietalis), *Sfs* = Sulcus frontalis superior, *Sfi* = Sulcus frontalis inferior, *Fpo* = Fissura parieto occipitalis (Linea retromastoideo-parietalis), *a* = Linie von der Mitte des äusseren Orbitalrandes zum Ohrpunkte (Linea orbito-auricularis), *b* = Linie von der Mitte des äusseren Orbitalrandes zur Crista supramastoidea (*x*), *c* = Linie vom Anfang der Linea temporalis bis unmittelbar oberhalb der Protuberantia occipitalis externa, *d* = Linie vom Tuber frontale der anderen Seite zur Protuberantia occipitalis externa, *e* = Linie vom höchsten Punkte des Tuber frontale zum oberen Theile der hinteren Fläche des Processus mastoideus, *v* = Verbindungslinie von der Sutura sagittalis zum Tuber parietale, *M* = Mittellinie.

# Die Umschliessung der menschlichen Frucht während der frühesten Zeiten der Schwangerschaft.

Von

**Wilhelm His.**

(Hierzu Taf. XX u. XXI.)

G. Leopold, dem wir schon von längerer Zeit her für seine gründlichen und bahnbrechenden „Untersuchungen über das Verhalten der Uterusschleimhaut während Menstruation, Schwangerschaft und Wochenbett“<sup>1</sup> verbunden sind, hat neuerdings unter dem Titel „Uterus und Kind“ ein prachtvoll ausgestattetes Werk erscheinen lassen, dessen erste von Dr. Gaiser gezeichnete Tafeln mustergültige Darstellungen von der Umschliessung der menschlichen Frucht während sehr früher Schwangerschaftszeiten geben.<sup>2</sup> Mir scheint, dass diese Darstellungen dahin führen müssen, manche von den Unklarheiten, die das viel umstrittene Gebiet der Decidua- und Placentabildung bis dahin zu einem für den Lehrer so unerquicklichen gemacht haben, zu beseitigen. Ich meine nicht, dass schon jetzt alle zu lösenden Fragen endgültig entschieden seien, aber auch da, wo die Entscheidung noch aussteht, liefern die gegebenen Beobachtungen die Unterlagen zu vereinfachter Fragestellung. An der Hand eigener Beobachtungen, die denen von Leopold sehr nahe stehen, glaube ich einige Hauptergebnisse dieses Forschers befestigen und ergänzen zu können.

Von den Beobachtungen Leopold's interessieren uns seine Fälle I und II. Fall I wird auf eine Gravidität von 7 bis 8, Fall II auf eine solche von 14 Tagen bezogen. Von beiden Fällen werden Flächenansichten des eröffneten Uterus, Constructionsbilder der isolirten Frucht und Durchschnittszeichnungen der Uteruswand nebst Fruchtkapsel mitgetheilt. Ich berichte zuerst über Fall I:

<sup>1</sup> G. Leopold, 1878. Nr. 16.

<sup>2</sup> Derselbe, 1897. Nr. 17.

Frau Marie W., 30 Jahre alt, leidet an Carcinom der vorderen Mundschleimhaut.

A. Beginn der letzten Periode: 14. August 1887 (Dauer bis zum 19. August);

B. Letzte Cohabitation: 20. August;

C. Totalexstirpation des Uterus: 29. August.

Von A bis C sind 15 Tage, von B bis C 9 Tage verflossen.

Leopold's Altersberechnung<sup>1</sup> basiert auf der Voraussetzung, dass die Cohabitation vom 20. August die befruchtende gewesen sei. Er meint, das Ei der vorangegangenen Menstruation könne entweder in der Tuba oder in der Uterushöhle befruchtet worden sein. In beiden Fällen sagt er, sei der Beginn der Entwicklung vom 20. August an zu nehmen. Diese Annahme halte ich keineswegs für zutreffend. Eine Befruchtung des bereits bis zum Uterus herabgetretenen Eies ist meines Erachtens undenkbar, denn aus Allem, was wir über das Verhalten unbefruchteter Eier bei Säugethieren und Vögeln wissen, geht hervor, dass diese bei ihrer Wanderung durch den Eileiter tiefe, ihre Befruchtungsfähigkeit nothwendig beeinträchtigende Veränderungen erfahren. Für befruchtungsfähig dürfen wir nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse auch das menschliche Ei nur unmittelbar nach seinem Austritte aus dem Ovarium, d. h. in den allerersten Abschnitten des Eileiters halten.

Es bleibt die Möglichkeit, dass das Ei der letzten Periode erst zu Ende der Blutung, oder gar nach deren Aufhören frei geworden und dann in der That erst am 20. August befruchtet worden sei. Dies möchte ich zwar nicht für unmöglich erklären, da uns über die Beziehungen zwischen Eiabgang und Blutung noch zu wenig zahlreiche Beobachtungen vorliegen. Viel wahrscheinlicher ist mir jedoch die Annahme, dass das Ei schon im Beginn der Periode abgegangen und vom Samen vorangegangener Cohabitationen befruchtet worden sei. Jedenfalls darf Leopold's Altersbestimmung nicht ohne ein grosses Fragezeichen der Litteratur einverleibt werden.

Den Durchmesser der Fruchtblase giebt Leopold zu 4 auf 3.7 mm an (ohne Zotten). Ueber die Embryonalanlage finden sich nur sehr unbestimmte Mittheilungen. Dass es sich um eine sehr junge, in ihrer Entwicklung der Reichert'schen nahestehende Frucht gehandelt hat, ist sicher, und man hat den Zeitpunkt der Imprägnation unzweifelhaft in den Zeitraum zwischen dem 14. und dem 20. August zu verlegen. Das ist deshalb von Interesse, weil damit schon für sehr frühe Entwicklungsstufen ein Fall festgestellt ist, in dem die Gravidität auf die letzte stattgehabte Periode bezogen werden muss. Leopold's eigener Fall II und mein

<sup>1</sup> A. a. O. S. 14.

nachher zu besprechender Parallelfall E. B. zeigen sehr frühe Entwicklungsstufen, 14 Tage nach Ausbleiben der erwarteten Periode. Diese drei neben einander zu stellenden Fälle ergeben also eine fernere Bestätigung dafür, dass der Beginn einer Gravidität bald auf den Termin der zuletzt stattgehabten, bald auf den der zuerst ausgebliebenen Periode zu beziehen ist. Im letzteren Fall muss das in Betracht kommende Ei den Eierstock vor dem Termin der erwarteten Blutung verlassen und durch seine Befruchtung die Blutung sistirt haben. Im anderen Fall lässt sich über den Eiabgang kaum etwas anderes aussagen, als dass er möglicher Weise kurz vor Eintritt der Blutung oder während deren Ablauf erfolgt sei.

Die Schleimhaut des Uteruskörpers fand Leopold in seinem Fall I mächtig geschwellt, 5 bis 8 mm hoch, durch feine Furchen in zahlreiche Felder getheilt und ausnehmend gefässreich. Auch die Fruchtkapsel zeigte in ihrem Randtheile noch zahlreiche Gefässe, diese verloren sich im mittleren Abschnitt der Kapseldecke.

Die Frucht lag, wie sich dies aus den Längsschnitten des Uterus ergab, in einer napfartigen Vertiefung der Schleimhaut, unter ihr war die letztere nur 4 mm, ringsherum dagegen bis zu 9 mm dick und sie bildete hier einen über der Frucht sich zusammenschliessenden Ringwall, den Leopold mit der Fassung eines Edelsteines vergleicht. Von einer Verschlussnarbe spricht er nicht, und auch an der Flächenzeichnung ist eine solche nicht dargestellt, wohl aber im Durchschnittsbild. Eine Narbe ist aber auch in der Flächenansicht häufig zu beobachten, wie ich nicht nur aus dem Atlas von Coste erschliessen muss, sondern auch aus meinen Beobachtungen.<sup>1</sup> Die Höhle der Fruchtkapsel<sup>2</sup> war 6 mm lang, 4 bis 6.5 mm hoch und die Frucht der Höhle locker eingelagert. Die Zöttochen fehlten nur an der oberen Fläche. Im Uebrigen hafteten sie mit ihren Enden ringsum, namentlich nach dem Boden hin, der Kapselwand lose an.

Besonderes Gewicht legt Leopold auf das Vorhandensein eines breiten Schleimhautzapfens, der vom Boden der Fruchtkapsel sich erhebend, bis zur Frucht vordringt und mit dem Chorion verklebt erscheint. „Es macht den Eindruck, so spricht sich Leopold aus, als ob sich hier das kleine Ei am frühesten und festesten gewissermassen verankert hätte und wie ein Schiff am Felsenriffe hängen geblieben wäre.“<sup>3</sup> An der Verklebungsstelle ist der Schleimhautzapfen epithelfrei, daneben aber tritt Epithelbesatz auf,

<sup>1</sup> Coste's Abbildung ist u. A. in Kölliker's *Grundriss der Entwicklungsgeschichte*, 1884, 2. Aufl., S. 184 copirt.

<sup>2</sup> Leopold nennt die Höhle der Fruchtkapsel „Eihöhle“, das ist ein leicht miss-



auch enthält er in seinem Inneren epithelartige Drüsenschläuche. Die Verklebung zwischen den Zotten und der Schleimhaut soll durch eine dazwischen liegende Fibrinschicht vermittelt sein.<sup>1</sup> Ich werde auf diesen Begriff unten zurückkommen.

Ausser dem einen grösseren Schleimhautzapfen der zum Ei vordringt, beschreibt aber Leopold auch kleinere von der Schleimhaut ausgehende Vorsprünge, die sich zwischen die Zotten einschieben, und die mit ihnen in Berührung treten können. Diese Schleimhautstreifen deutet Leopold als die ersten Andeutungen der Deciduabalken, die man in jeder Placenta von der Grundfläche aus zwischen die Chorionzotten vorgeschoben sieht. Ein Eindringen von Chorionzotten in Drüsen ist nirgends zu constatiren.

Die Decidua vera zeigt die Scheidung in eine compacte und eine ampulläre Schicht. Zwischen die von würfelförmigen Epithelien bekleideten Drüsenräume der ersteren schiebt sich eine, an kleinen Zellen reiche Bindegewebsschicht, die hier noch keine Deciduazellen zeigt. In der Ampullarschicht tritt dagegen das Bindegewebe sehr zurück, und der Raum wird von den stark gefalteten und vergrösserten Drüsenräumen fast ganz erfüllt. Das Epithel dieser tieferen Drüsenräume besteht nicht aus würfelförmigen, sondern aus rundlichen Zellen mit runden Kernen.

Als Stützen des schwammigen Schleimhautgewebes treten dicke Bindegewebsbalken mit stark gewundenen Arterien auf. Die tieferen Abschnitte der Drüsen sind sparsamer und das Zwischengewebe wieder dichter. Die Enden der Schläuche senken sich zwischen die oberflächlichen Muskelschichten ein. Stellenweise enthält die Schleimhaut auch Nester von Leukocyten, von Leopold zum Lymphapparat der Schleimhaut rechnet.

Denkt man sich die an die Fruchtkapsel stossenden Ränder der Decidua vera mit einander verbunden, so führt die Verbindungsfläche unter der Fruchtblase durch, letztere liegt somit, wenn wir vom Wall der Fruchtkapsel absehen, noch über der eigentlichen Schleimhautfläche. Die Fruchtkapsel enthält in ihren aus der übrigen Schleimhaut sich erhebenden Theilen langgestreckte, epithelhaltige Drüsen und capillare Blutgefässe, letztere können sogar stellenweise ausgeweitet sein. Dagegen zeigt die der Uterushöhle zugekehrte Decke der Fruchtkapsel in ihrem stark verjüngten Schlusstheil keine Drüsen mehr, wohl aber Deciduazellen, angeblich mit

Sprossungen des Epithels als Syncytialhaufen in Erscheinung treten.“ Man kann also nicht im Zweifel darüber sein, dass Leopold's einfache Epithelschicht der Syncytialschicht oder Deckschicht anderer Autoren entspricht. Die sogenannten Langerhans'schen Zellen hält Leopold für Bindegewebszellen. Ebenso tritt er mit grosser Bestimmtheit und natürlich mit vollem Recht für die Bindegewebsnatur der sogenannten Deciduazellen ein.

Das Verhältniss der Chorionzotten zur Fruchtkapsel, besonders zu deren Boden, denkt sich Leopold so, dass die Zotten auf die Schleimhaut als Reiz wirken und deren Elemente zu Wucherungen veranlassen. An den Berührungsstellen beider findet er das Gewebe der Schleimhaut wie „aufgewühlt“ und von Zellenhaufen „wolkenballenartig“ umgeben. Im weiteren Verlauf sollen auch die Capillaren zum Aufbruch gebracht werden und ihr Blut in die intervillösen Räume ergiessen. Das mütterliche Blut dringt demnach direct bis zum Chorion vor. Die frühere Schleimhautfläche wird Wand des blutführenden Raumes, wobei das Epithel theilweise zu Grunde geht, zum Theil auch als „langgestrecktes Syncytium“ sich erhalten soll.<sup>1</sup>

Fall II von Leopold, Taf. III, stammt von einer jungen Selbstmörderin, bei der die Periode einmal ausgeblieben war. Die Altersschätzung von etwa 14 Tagen ist eine durchaus approximative. Die Fruchtkapsel war etwas comprimirt, maass 17 auf 16 mm Flächendurchmesser, 7 mm in der Höhe. Die entsprechenden Maasse der Frucht waren 14, 12 und 5 mm. Ueber den Embryo sagt die Zeichnung mehr, als die recht unbestimmt lautende Beschreibung. Erstere zeigt, zweimal getroffen, das bereits geschlossene, von je zwei Urvirbeln begleitete Medullarrohr. Der Embryo war somit angelegt und dorsalwärts eingebogen.

Die Uterusschleimhaut ist in dem an die Kapsel anstossenden Gebiet bis zu 6 mm dick, reich an geschwellten Drüsen und Bluträumen, am Boden der Fruchtkapsel ist sie nur 2 bis 3 mm dick. Kompakte und ampulläre Schicht sind auch hier zu unterscheiden, erstere sind strotzend erfüllt von kleineren und grösseren, zum Theil mächtig erweiterten Capillarräumen; diese setzen sich in den Randtheil der Capsularis fort und erreichen sogar den Rand ihrer Kuppel. Eine Narbe an der Verwachsungsstelle der Kapsel vermochte Leopold bei der Flächenbetrachtung nicht wahrzunehmen. Wie die Durchschnitte zeigen, so verdünnt sich der Kapselpol bis auf  $\frac{1}{4}$  mm, und er enthält zahlreiche Deciduazellen. Epithel ist hier nicht vorhanden.

In den tieferen Abschnitten der Decidua vera und basalis erfüllt das

Im Inneren der Fruchtkapsel fehlt überall das Oberflächenepithel. „Das Blut der angrenzenden intervillösen Räume bespült unmittelbar den Rand der Schleimhaut.“ An manchen Stellen sind die Chorionzotten mit dem Schleimhautgewebe unmittelbar verklebt.

Die Zwischenräume findet Leopold allenthalben von Blut erfüllt und sie hängen mit den Blutgefässen der Capsularis und der Basalis direct zusammen. Ich muss bemerken, dass die Zeichnung Taf. III von Blut in den intervillösen Räumen nicht viel zeigt.

An diese Beobachtungen von Leopold kann ich meine eigenen Beobachtungen über junge Deciduastufen anschliessen, von denen besonders die erste der sicheren Unterlagen halber von Interesse ist.

### I. Fall: EB.

Frau E. geb. B., 31 Jahre alt (geb. 13. Juli 1863), Mutter von 10 Kindern, wovon 5 am Leben, hatte ihrem Mann erklärt, eine wieder eintretende Schwangerschaft nicht überleben zu wollen. Sie hatte ihre letzte Periode am 31. Mai 1894; am 28. Juni sollte diese wiederkehren, blieb aber aus, und nun wartete die Frau noch 14 Tage, bis zum 12. Juli, dann aber stürzte sie sich Abends 10 Uhr in die Pleisse. Sie wurde zwar gleich nachher herausgezogen, aber nicht mehr zum Leben zurückgebracht. Noch in derselben Nacht kam die Leiche zur Anatomie und ich habe sie am folgenden Morgen, etwa 12 Stunden p. m., eröffnet.

Der Uterus liegt der hinteren Beckenwand an und ist von vorne her durch Darmschlingen überlagert. Die Tuben, stark injicirt, sind in Normalstellung, d. h. sie bilden jederseits eine Schleife um das der seitlichen Beckenwand anliegende Ovarium, das sie von oben her umgreifen. Von den beiden Ovarien ist das linke besonders gross, mit mächtigem Corpus luteum. Der herausgenommene Uterus misst

10	cm	in der Länge,
6.3	„ „ „	grössten Breite,
4.5	„ „ „	Dicke.

Ich eröffne denselben durch vorsichtige Wegnahme der vorderen Wand. Die Höhlung enthält etwas Blut, die Schleimhaut ist geschwellt, weich, von

bis 2.5 cm. Die Decidua capsularis erhebt sich als flacher Hügel von der Rückwand der Uterushöhle. Ihre Oberfläche erscheint glatt, sie ist an verschiedenen Stellen verschieden dick und umschliesst eine Frucht, die nach der Herausnahme schlaff zusammenfällt. In dem Zustand besitzt die Frucht einen Durchmesser von 22 mm. Dies ist aber weit mehr, als ihr in ihrer natürlichen Stellung zukam, denn die Fruchtkapsel misst (am gehärteten Präparat) nur etwa 16 mm bei 8 mm grösster Höhe. Das Chorion ist ringsherum von Zotten besetzt und so durchscheinend, dass man von aussen her den Embryo und die Nabelblase erkennt. Ueber den Embryo soll bei anderem Anlass berichtet werden. Er war stark zusammengekrümmt und besass ein bereits gegliedertes Gehirn mit noch offenem Neuroporus, eine noch geschlossene Rachenhaut, zwei tiefe Schlundspalten, ein querelagertes Herz und eine gegliederte Urwirbelsäule; sein emporgewölbter Beckenstumpf war breit und abgerundet. Der Embryo lag der Nabelblase dicht an und war vom Amnion anschliessend umhüllt. Seine grösste Länge betrug 3.1 mm.

Es liegt sehr nahe, meinen Fall EB. mit dem bekannten Reichert'schen Falle zusammenzustellen. Bei beiden sind die anamnesticen Verhältnisse genau dieselben gewesen. Beide Male hat sich das betreffende Weib das Leben genommen, nachdem es genau 14 Tage auf den Wiedereintritt der Periode gewartet hatte. Während nun aber Reichert's Frucht eine noch völlig ungegliederte Anlage enthielt, ist bei EB. schon ein 3 mm langer Embryo mit durchgreifender Körpergliederung vorhanden gewesen, und es fragt sich, wie diese Verschiedenheit der Befunde bei gleichen Antecedentien zu deuten sei.

Meines Erachtens haben wir bei Würdigung dieser Verhältnisse davon auszugehen, dass der Termin zwischen Eilösung und Beginn der menstrualen Blutung veränderlich ist, und dass individuelle Schwankungen von mindestens 2 bis 3 Tagen vorkommen. Der Zeitpunkt der Imprägnation dagegen fällt mit dem der Eilösung unmittelbar zusammen, wie dies schon oben (S. 400) hervorgehoben worden ist. Jede auf den Termin einer ausgebliebenen Periode bezogene Altersbestimmung ist somit mit einem variablen Gliede von 2 bis 3 Tagen behaftet. Trotz identischer anamnestischer Daten können die beiden Früchte von Reichert und von mir im Alter um 2 bis 3 Tage von einander differirt haben. 2 bis 3 Tage in dieser Entwicklungsperiode bedeuten aber sehr viel. Alle bis jetzt über Wirbelthierentwicklung gesammelten Erfahrungen stimmen darin überein, dass während die Furchung und die erste Keimschichtenscheidung mit einer gewissen Langsamkeit vor sich gehen, die Formung des embryonalen Leibes verhältnissmässig sehr rasch erfolgt. Dies zeigt sich schon bei den im eiskalten Wasser sich entwickelnden Salmoniden, es zeigt sich beim bebrüteten Hühnchen und nicht

minder bei Säugethieren. Die Tafeln von Th. Bischoff zeigen uns den Kaninchenkeim von 7 bis 8 Tagen noch auf einer sehr frühen Stufe, die vor der des Reichert'schen Keimes Nichts voraus hat. Ja selbst die Kaninchenkeimscheibe vom 9. Tage ist morphologisch noch wenig gegliedert.<sup>1</sup> Dagegen zeichnet Bischoff schon am 10. Tage einen spiralig gedrehten Embryo mit Kopfkrümmung, Schlundbogen, durchgreifender Wirbelgliederung und zweizipfliger Allantoisanlage.<sup>2</sup> Auch beim Hund vollzieht sich nach den Darstellungen desselben Beobachters der Fortschritt von der ungegliederten Keimscheibe zum Embryo mit Hirn, Herz und Urvirbeln binnen zweimal 24 Stunden.<sup>3</sup> Wir haben durchaus keinen Grund anzunehmen, dass der zeitliche Entwicklungsgang beim Menschen ein wesentlich anderer sein werde. Auch hier werden die Furchung und die erste Sonderung der Keimschichten einen verhältnissmässig langen Zeitraum in Anspruch nehmen, die embryonale Formung dagegen binnen weniger Tage ablaufen. Somit liegt auch keine Schwierigkeit in der Annahme, dass zwischen der Frucht von Reichert und meinem Präparat EB. der Altersunterschied, von der Imprägnation, bezw. der Eilösung ab gemessen, 2 bis 3 Tage betragen habe. Alle Angaben von beobachteten menschlichen Eiern von 8 oder gar, wie die in Braunschweig von Peters gemachten Angaben lauten, von 2 bis 3 Tagen, sind mir in hohem Grade verdächtig. Die bis jetzt beobachteten jüngsten Stufen menschlicher Früchte liegen sicherlich nicht um Wochen, sondern um Tage aus einander, und sie gravitiren, wenn ich mich nicht sehr irre, in ihrem Alter um 14 Tage herum, mit einem Ab- oder Zuschlag von 2 bis höchstens 3 Tagen, also sagen wir zwischen 12 bis 17 Tagen. Dass ich auch die Frucht I von Leopold nicht für eine 8tägige halten kann, das habe ich schon oben (S. 400) aus einander gesetzt.

Der Uterus EB. wurde mehrere Monate in Müller'scher Lösung aufbewahrt und in der Folge auf Schnitten untersucht.<sup>4</sup>

Die Muskelwand und deren Blutgefässe. In einer Tiefe von 3 bis 5<sup>mm</sup> unter der Aussenfläche breitet sich, parallel mit dieser ein Flechtwerk von stärkeren Arterien aus. Es ist der Ausgangspunkt von zahlreichen, die Uteruswand radiär durchsetzenden und bis zur Mucosa vordringenden Stämmchen. Sie geben dem Uterusdurchschnitt ein schon

<sup>1</sup> Bischoff, Kaninchen. Figg. 42—45.

<sup>2</sup> Derselbe, Kaninchen. Figg. 61 und 63.

für das blosse Auge charakteristisches Aussehen, da sie Streifen bilden, die in regelmässigen Abständen von etwa 4 bis 5 mm wiederkehren. Durch Theilung nimmt die Zahl der Stämmchen nach einwärts zu und beim Uebergang in die Schleimhaut stehen sie nur noch 1 bis  $1\frac{1}{2}$  mm von einander entfernt (Taf. XX, Fig. 1).

Die einzelnen Arterienstämmchen verlaufen in Spiralen und ihr Weg ist daher an Durchschnitten durch Säulen von zusammengehörigen Längs-, Schräg- und Querschnitten bezeichnet. Die arteriellen Säulen heben sich um so schärfer vom übrigen Uterusgewebe ab, da sie von breiten bindegewebigen Adventitien und von klaffenden Lymphspalten eingefasst sind.<sup>1</sup>

Die Arterien sind durchweg sehr muskelreich, und sie zeigen nach einwärts von der kräftigen Ringmuskelhaut eine nicht minder kräftige Längsmuskelschicht. Allein auch die umhüllende Adventitia ist von starken, die Gefässspiralen überbrückenden Längsmuskelzügen durchsetzt, offenbar der grundlegenden Bedingung für die spiralige Aufrollung der Arterien. Der gesammte arterielle Gefässaufbau wird durch diese Einrichtung wie in Reserve gehalten, und kann sich, sowie die eintretende Schwangerschaft eine Vergrösserung des Organes verlangt, sofort ausgiebig entfalten.

Die sonstige Musculatur der Uteruswand besteht aus dicht verflochtenen Strängen von etwa 100  $\mu$  (70 bis 130  $\mu$ ) Durchmesser. Da, wo die Stränge der Länge nach getroffen sind, sieht man in ihrem Innern vielfach kleine (10, 20 bis 30  $\mu$  starke) Längsgefässe. Es sind dies die Muskelcapillaren, die hier, wie anderwärts, dem Verlaufe der Fasern sich anpassen.

Recht unbedeutend sind die Venen, und selbst in den äusseren Lagen der Wand überschreitet ihr Durchmesser kaum  $\frac{1}{10}$  bis  $\frac{1}{8}$  mm. Es ist dies auffallend, wenn man bedenkt, wie mächtig der Antheil dieser Gefässe am Aufbau des Uterus bei vorgerückter Schwangerschaft ist, und welch enorme Caliber sie da erreichen. Die Venenstämmchen verbreiten sich zum Theil zwischen den Muskelzügen, zum Theil folgen sie mit ihren Verzweigungen den Adventitien der arteriellen Gefässsäulen. Ihre Wandungen sind dünn und muskelarm.

Die Muskelwand des Uterus grenzt sich bekanntlich von der Schleimhaut nicht scharf ab. Aus dieser treten nicht allein Bindegewebszüge, sondern auch die blinden Enden der Drüsenschläuche zwischen die oberflächliche Muskellagen ein, und sie können von diesen stellenweise umschlossen werden. Auf das besondere Verhalten der in die Muscularis eindringenden Drüsenschläuche werde ich nachher zurückkommen.

---

<sup>1</sup> Die Lymphspalten der arteriellen Adventitien erwähnt auch Waldeyer. Nr. 32. S. 28.

Für das Verständniss der verschiedenen Zustände des Uterus ist es wichtig, die wechselnde Contraction seiner Gefässe in Betracht zu ziehen. Die mit der Menstruation verknüpften Vorgänge, die Veränderungen während der Schwangerschaft und die Mannigfaltigkeit pathologischer Zustände sind ja sämtlich auf vasomotorische Verhältnisse zu beziehen. Dabei ist anzunehmen, dass es sich in der Regel um mässige Schwankungen im Tonus der Arterienwandungen handeln wird, die in feinerer Weise vom Nervensystem aus regulirt werden. Weitergehende Erschlaffungen der uterinen Gefässmuskulatur treten wohl erst in den vorgerückten Schwangerschaftsstufen ein, und mit dem starken arteriellen Zufluss entwickeln sich dann auch jene mächtigen Venenbahnen, die am injicirten Uterus späterer Monate so auffällig hervortreten.

Darf man annehmen, dass der Contractionszustand der Arterien im vorliegenden Präparat der Norm entspricht, und nicht etwa in Folge des Todes durch Asphyxie beeinflusst worden ist, so ist der Beobachtung zu entnehmen, dass auf der früheren Schwangerschaftsstufe des vorliegenden Präparates die Muskelwandungen noch stark contrahirt sind. Die Lichtung nimmt im Allgemeinen weniger als ein Drittel des Gefässdurchmessers ein, selbst wenn man von der Adventia absieht. Damit hängt auch die auffallend geringe Entwicklung der Venen zusammen. Ich gebe als Beispiel für das Verhalten der Arterien einige Messungen:

	Uteruskörper äussere Schichten		Cervix	Unter der Dec. basalis			Unter der Dec. vera
	μ	μ		μ	μ	μ	
Lichtung . . . . .	100	90	90	50	30	20	22
Dicke der Muskelwand . . .	120	90	100	55	30	22	25
Intima und Längsschicht . .	60	50	50	—	—	—	—
Ringfaserschicht . . . . .	60	40	50	—	—	—	—
Adventitia . . . . .	60	50	45	45	20	20	25
Durchmesser der Lichtung zur Dicke der Muskelwand . .	1 : 1.2	1 : 1	1 : 1.1	1 : 1.1	1 : 1	1 : 1.1	1 : 1.17

Die Messungen sind naturgemäss nicht sehr scharf auszuführen, daher ich vorerst kein allzugrosses Gewicht auf die kleinen Schwankungen in den Verhältnisszahlen legen möchte. *A priori* hätte ich erwartet unter der Decidua basalis etwas erweiterte Arterien zu finden, allein auch dafür ergeben sich keine festen Anhaltspunkte. Gynäkologischen Forschern möchte ich systematisch durchgeführte Messungen von Gefässdurchmessern und Gefässdicken am Uterus als ein mancherlei Auskunft versprechendes Arbeitsthema bestens empfehlen.

Besonders erwünscht scheint mir eine eingehende Verfolgung dieser Verhältnisse während der verschiedenen Schwangerschaftsperioden. Das gegenseitige Verhältniss der Zu- und Abflussbahnen wird voraussichtlich wechseln, und es ist anzunehmen, dass die Abflussbahnen sich mehr oder minder rasch dem im Capillargebiet vorhandenen Druck anpassen werden. Für die enorme Ausweitung der Capillaren in der Decidua basalis fallen aber die Bedingungen dahin, so wie die Venen sich erweitert haben. Die Durchgängigkeit der venösen Abflussbahnen wird ihrerseits vom Verhalten der uterinen Gesamtmusculatur abhängig sein müssen.

**Schleimhaut.** Die Schleimhaut des Uteruskörpers im Bereiche der Decidua vera zeigt eine gewulstete Beschaffenheit. Die Mündungen der Drüsen, in Abständen von  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  mm von einander stehend, bilden flache trichterförmige Einziehungen. Nach dem Verhalten der Drüsen und des Zwischengewebes lassen sich drei, allerdings ohne scharfe Grenzen, in einander übergehende Schichten unterscheiden (Taf. XXI, Fig. 2):

I. eine Oberflächenschicht mit gestreckten engcalibrigen Drüsengängen (von Leopold als compacte Schicht bezeichnet);

II. eine Schicht mit weiten, schräg verlaufenden Röhren, die sogenannte ampulläre Schicht;

III. die in der Tiefe gelegene Grenzschrift mit den Endabschnitten der Drüsen.

An den von mir genauer untersuchten Schnitten hat die Gesamtschleimhaut eine Dicke von etwa 5 mm. Davon kommen auf Schicht I etwa 1 bis  $1\frac{1}{2}$  mm, auf Schicht II 3 bis  $3\frac{1}{2}$  mm und auf Schicht III höchstens  $\frac{1}{2}$  mm.

Die die Oberflächenschicht durchsetzenden Drüsengänge stehen mehr oder minder steil zur Oberfläche, werden somit an senkrechten Schnitten noch grösstentheils längs getroffen. In einer Tiefe von  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{2}{3}$  mm erfahren sie gablige Spaltungen, die sich wiederholen können. Die Oeffnungen der Drüsen sind trichterförmig ausgeweitet. Die Dicke der Gänge, einschliesslich des Epithelrohres, beträgt oberhalb der Theilungsstelle nur 55 bis 60  $\mu$ , unterhalb derselben sogar nur 35 bis 40  $\mu$ . Es entspricht dies Lichtungen von 20 bis 25 bzw. von 8 bis 10  $\mu$ . Da nun die Drüsengänge verhältnissmässig weit auseinanderstehen, so lassen sie einen ausgiebigen Raum frei für das Zwischengewebe. Dieses ist von mässig reichlichen Capillaren durchsetzt, besteht im Uebrigen aus einem System von grossen Bindegewebszellen, sogenannten Deciduazellen (mit 10 bis 20  $\mu$  mittlerem Durchmesser), deren feine Ausläufer untereinander verbunden sind. Die Intercellularsubstanz ist formlos und zeigt keine irgendwie gröberen, leimgebenden oder elastischen Fasern. Dementsprechend haben auch die subepithelialen Grenzflächen der Schleimhaut, sowohl die nach einwärts



sehenden, als die den Drüsenschläuchen zugekehrten, keine ausgeprägten membranösen Abschlüsse. Höchstens findet man streckenweise Lagen von abgeflachten Bindegewebszellen, welche unter den Epithelschichten entlang laufen.

Das Drüsenepithel ist durchweg, und auch vom Flächenepithel sind grosse Strecken vorhanden. Das theilweise Fehlen des Flächenepithels lässt sich als postmortale Erscheinung auffassen.

In der ampullaren Schleimhautschicht weiten sich die nach allen Richtungen aus einander gehenden Drüsengänge rasch aus. Ihre mittleren Lichtungen betragen jetzt über 100  $\mu$ , ja man findet solche von mehr denn 200  $\mu$ . Die Wandungen der ampullaren Drüsenabschnitte sind durchweg gefaltet, die Lichtungen somit von zackigen Linien eingefasst. Bei der ausgiebigen Entwicklung der Drüsen tritt das Zwischengewebe erheblich zurück, und es nimmt wohl im Ganzen kaum mehr als die Hälfte des Raumes ein. Das Zwischengewebe der ampullären Schicht der Schleimhaut ist viel zellenreicher, als das der inneren Schicht. Es besteht zum Theil aus dicht gedrängten Massen von Bindegewebszellen, ausserdem aber enthält es reiche Mengen von feinkörnigen Rundzellen. Von einer Grenzhaute der Drüsenschläuche ist in der ampullaren Schleimhautschicht noch weniger die Rede als in der Innenschicht. Die cylindrischen Drüsenzellen liegen unmittelbar den Zellen des Zwischengewebes an.

Die Grenzschicht der Schleimhaut zeichnet sich durch die Enge und die zerstreute Lage ihrer Drüsenschläuche aus, sowie durch das dichtere Gefüge ihres Zwischengewebes. Letzteres besteht aus gedrängten Zügen von Spindelzellen, deren Fortsetzungen zwischen die Bündel von Muskelfasern hineinragen. Die Endabschnitte der Drüsen erreichen die Muskelschicht. Theils legen sie sich deren Bündeln einseitig an, theils werden sie auch rings herum von solchen umgeben. Allein auch in letzterem Fall ist die Berührung zwischen Drüsen und Muskelbündeln keine unmittelbare. Stets schiebt sich zellenreiches Zwischengewebe zwischen die beiderlei Bildungen ein.

An Schnittpräparaten maass ich für die Drüsen der Schleimhaut:

	Gesammtrohr	Lichtung
Am Grunde des Trichters . . . . .	$\mu$ 80	$\mu$ 45

Die Maasse der Epithelzellen sind:

	Höhe	Breite
	$\mu$	$\mu$
An der Oberfläche . . . . .	16—22	8—10
In den Drüsen der Flächenschicht . .	14—17	8—10
Ampullenschicht . . . . .	16—30	9—11
Grenzschicht . . . . .	17—21	5—7

Die Zellen der oberflächlichen Drüsenstrecken nähern sich daher am meisten der cubischen Form, die der Grundsicht sind die schlankesten.

Inmitten des lockeren interglandulären Gewebes liegen Gruppen dickwandiger Gefässe durchschnitten, die hier, wie in der Muscularis geschlängelt verlaufenden Arterien angehören. Das Gewebe in deren Umgebung pflegt etwas verdichtet zu sein und zellenreicher als das der übrigen Schleimhaut. Demgemäss bilden die Arterien mit dem sie einschliessenden Gewebe ein System von festeren, die lockere Schleimhaut durchsetzenden Pfeilern. Von der Muskelwand ausgehend, erstrecken sich die Arterien unter allmählicher Zertheilung bis zur Schleimhaut. Hier biegen sie in die bogenförmig angeordneten Capillaren um. Die Durchmesser der Arterienstämmchen betragen in den tieferen Schleimhautlagen im Mittel gegen  $50\mu$  (30 bis  $60\mu$ ), die ihrer Lichtungen nur  $20\mu$  (15 bis  $25\mu$ ). Nach der Oberfläche zu gehen die Gesamtdurchmesser bis auf  $20\mu$ , die der Lichtungen bis auf  $6\mu$  herab. Die Stämmchen haben schliesslich feinere Lichtungen als die Capillaren, in die sie einmünden.

Die Fruchtkapsel erhebt sich aus der Ebene der übrigen Schleimhaut mit einem dicken, wulstigen Rand, dem Ringwall, verjüngt sich aber rasch auf 2 und 1 mm, die Decke der Kapsel ist sogar stellenweise noch dünner. Die dem Uterus zugewendete Oberfläche der Fruchtkapsel ist im Allgemeinen glatt, die innere Fläche dagegen durch Blutgefässe höckerig hervorgetrieben.

Der von der Decidua basalis gebildete Boden der Fruchtkapsel misst in seinem grössten Durchmesser etwa 10 mm, er ist, wie dies auch Leopold betont, nicht vertieft, und liegt im Niveau der übrigen Schleimhautfläche. Von einem Versenktsein der Frucht in die Schleimhaut kann somit nicht wohl gesprochen werden. Dagegen bildet die Schleimhaut um die Frucht herum einen dicken ringförmigen Wulst, in den Drüsen- und Blutgefässe, mit allen Anzeichen der Streckung herein gezogen erscheinen.

Die Decidua basalis ist 3 bis 4 mm dick. Ihre freie Oberfläche ist von unregelmässigen Wülsten und Gruben durchzogen und gleich der übrigen Schleimhaut mit Cylinderepithel bekleidet (Fig. 4). Von dieser unterscheidet

sich die Schleimhaut des Bodens der Fruchtkapsel durch die enorme Entwicklung ihrer Blutgefäße. Sie zeigt sich durchsetzt von gedrängt liegenden Gefässröhren mit Durchmessern von 0.1 bis 0.25 mm, ja selbst bis 0.5 mm und darüber. Die ausgeweiteten Röhren reichen bis dicht unter die freie Oberfläche der Schleimhaut, diese stellenweise in Buckeln vor sich her treibend. Da, wo die Abstände der Gefässräume vom Epithel nur noch 10 bis 12  $\mu$  betragen, erscheint das zwischenliegende Gewebe comprimirt und die in ihm befindlichen Bindegewebszellen sind flach abgeplattet. Die fraglichen Gefäße sind nach Lage und Bau als Capillaren zu deuten, und man erwartet als Abzugscanäle des Blutes Venen von entsprechender Weite vorzufinden. Erweiterte Venen (bis zu 0.2 und 0.25 mm) finden sich nur in dem an das Capillargebiet anstossenden Theil der Schleimhaut. Die in die Muscularis eintretenden Stämme sind dagegen erheblich enger als die Capillarräume. Auch unter den allerblutreichsten Strecken messen sie nicht über 0.08 bis 0.1 mm und stehen in verhältnissmässig weiten Abständen von einander. Das ganze Bild macht demnach den Eindruck einer Stauungserscheinung, als ob, bei noch eng gebliebenen Abzugswegen, die Blutzufuhr in die betreffenden Bezirke vermehrt worden wäre. Es handelt sich noch keineswegs um auffällige Erweiterungen der arteriellen Bahnen, solche treten wohl erst in späteren Schwangerschaftsperioden ein, wenn mittlerweile auch die venösen Bahnen sich entsprechend erweitert haben (Figg. 1 und 5).

Die Drüsen der Decidua basalis zeigen gleich denen der Decidua vera gefaltete Wandungen, sie sind aber nicht so stark ausgeweitet wie diese. Im Allgemeinen breiten sie sich etwas fächerförmig aus, mit in der Mitte divergirenden, nach der Peripherie hin convergirenden Endstücken. In der Mitte des Kapselbodens verlaufen manche Schläuche beinahe flach, an der Peripherie steigen sie steil zur Oberfläche empor. Hier ist auch die Zahl der Mündungen grösser als dort. Im Ganzen lässt sich die Zahl der auf einen Durchmesser des Basalfeldes kommenden Drüsenöffnungen auf 12—15 veranschlagen.<sup>1</sup>

Bei der oben beschriebenen Anordnung der Drüsen handelt es sich, wie man leicht übersieht, um eine von der Mitte des Feldes ausgehende Compressionerscheinung, und damit stimmt ja auch die in der Mitte geringere Dicke der Decidua basalis. Das Ei und der übrige Inhalt der Fruchtkapsel sind als die Theile anzusehen, von denen der Druck auf die Schleimhaut ausgeht. Sehr bedeutend kann übrigens der Druck nicht sein, denn die Oberfläche der Decidua basalis ist uneben, und vor Allem zeigen deren Bluträume keine Andeutungen einer Compression.

Das Zwischengewebe zwischen Drüsen und Gefässen der Decidua basalis ist auf schmale Streifen reducirt und seine Zellen erscheinen dicht zusammengedrängt. Stellenweise treten die Gefässe so nahe an die Drüsenwandungen heran, dass sie nur noch durch ganz dünne Gewebsschichten getrennt bleiben.

---

An obige Beschreibung des Präparates EB. schliesse ich die einer Fehlgeburt (U.) von ungefähr gleichem Alter. Hier habe ich die Fruchtkapsel, um sie möglichst zu schonen, von Aussen her eröffnet. Bei einem dritten Präparat (Kl.) habe ich das Stück uneröffnet mikrotomirt. Dies Verfahren ist für sehr junge Früchte besonders zu empfehlen, und ich bedauere, dass ich bei Präparat U. nicht davon Gebrauch gemacht habe.

Frucht U. Am 8. Februar 1896 erhalte ich von Herrn Dr. Oberg in Uhlenhorst bei Hamburg eine sehr junge Frucht unter folgenden begleitenden Angaben: Frau C., 34 Jahre alt, zum 6. Male gravida, unregelmässig menstruiert (3 bis 6 Wochen) hatte ihre letzten Menses am 23. December. Cohabitation bald darauf und in den folgenden Wochen, unter Präventivmassregeln. Am 4. Beginn der Blutung, am 5. Morgens Ausstossung des Stückes, das ziemlich trocken in die Hände von Herrn Dr. Oberg kam und mir von diesem in einer 1 promill. Lösung von Chinosol gesandt wurde.<sup>1</sup>

Der Abortus ist bei seiner Ankunft in Leipzig durchscheinend und aufgequollen, ich bringe ihn auf kurze Zeit in 10 procent. Salpetersäure und nachher in Alkohol 80 Proc. Die Innenfläche der Deciduahöhle liegt frei vor und zeigt zahlreiche wulstige Falten, an denen die Oeffnungen der Drüsen in Abständen von  $\frac{1}{3}$  bis 1 mm unregelmässig zerstreut sind. Die Fruchtkapsel tritt als ovaler an der Basis leicht eingeschnürter Hügel über die Oberfläche empor. Der längere Durchmesser der Fruchtkapsel beträgt 10.5, der kürzere 9 mm. Ihre Peripherie ist, wie die Decidua vera, mit kleinen Hügelchen besetzt. Die Drüsenöffnungen erscheinen theilweise als schräge Schlitzes, sie liegen etwas weiter aus einander als in der Decidua vera.

Die Mitte der Fruchtkapsel zeigt in der Ausdehnung von 5 zu  $3\frac{1}{2}$  mm ein ovales Feld von durchscheinender Beschaffenheit, gegen das der wulstige drüsentragende Theil der Schleimhaut rasch abfällt. Dies Feld

---

<sup>1</sup> Der unregelmässigen Menstruation halber ist die Berechnung für obigen Fall nicht präcis zu geben. Rechnet man die Verhältnisse auf einen vierwöchentlichen Termin, so hätte die Periode am 20. Juni wiederkehren müssen. Die Blutung hätte alsdann am 15. Tage nach Ausbleiben der Periode begonnen.

ist die Reichert'sche Narbe der Fruchtkapsel, die neuerdings auch Graf Spee wieder wahrgenommen hat.<sup>1</sup> (Taf. XXI, Fig. 6).

Die Aussenfläche der Decidua zeigt die bekannte fetzige Beschaffenheit. Bei genauerer Prüfung mit der Lupe zeigt sich auch hier eine Abwechslung von hervortretenden Wülsten und dazwischen einschneidenden Furchen und zwischen den kleinen, die Oberfläche überragenden Gewebsetzen zahlreiche punktförmige Löcher. Aus den Schnittbildern ergibt sich, dass dies die Oeffnungen zerrissener Drüenschläuche sind.

Ich eröffne die Fruchtkapsel von der Aussen Seite her. Das Ovulum tritt nach Spaltung der Basalschicht frei hervor, es liegt lose in der Kapsel und haftet ihr an keiner einzigen Stelle fest an. Auch von einem Eintauchen seiner Zotten in Grübchen der Kapsel ist keine Rede.

Das Ovulum ist mit Ausnahme einer kleinen  $1\frac{1}{2}$  bis 2 mm weiten Stelle ringsherum von kurzen dicken Zöttchen besetzt. Es misst 6 mm im Durchmesser, ist leicht abgeplattet und von kreisförmigem Umfang. Ich halbire es im Aequator. Es wird von zarten Gewebszügen durchsetzt, eine Embryonalanlage habe ich bei meinem ersten Versuche nicht finden können, bis ich zuletzt im Sonnenlicht ein kleines dem Chorion anliegendes Gebilde wahrnahm, das ich dafür halten musste. Ich sehe aus dem Aufsätze des Grafen v. Spee, dass er in einer Frucht, die fast genau gleich gross wie die meinige gewesen zu sein scheint, das Embryonalgebilde auch erst nach langwieriger und vorsichtiger, bei Sonnenlicht ausgeführter Präparation aufzufinden vermocht hat, und doch verfügte dieser Beobachter noch über jüngere Augen als ich. Sollte ich an meinem Präparate später noch weiteres heraus bringen, so werde ich gelegentlich darüber berichten. Für diesmal möchte ich das Hauptgewicht auf die Verhältnisse der Fruchtkapsel legen, die ich vollständig in Schnitte zerlegt habe. Als Vergleichsobject, wenigstens für die gröberen Verhältnisse dient mir die vor vielen Jahren mikrotomirte Decidua capsularis von Embryo M, die gleichfalls von aussenher eröffnet worden und deren Seitenwand und Decke wohl erhalten geblieben sind.

*Decidua capsularis.* Es lassen sich ungezwungen zwei Hauptbestandtheile unterscheiden:

1. der Ringwall und

2. die Decke der Fruchtkapsel. An letzterer sind wieder aus einander zu halten der Rand- oder Uebergangstheil der Decke und der Mittel- oder Narbentheil (Taf. XXI, Fig. 7).

Der Ringwall erhebt sich mit breiter Basis aus der übrigen Schleimhaut und besitzt Anfangs eine Dicke von  $1\frac{1}{2}$  bis  $2\text{ mm}$ . Nach der Decke hin verjüngt er sich rasch und an letzterer beträgt die Dicke der Kapselwand nur noch  $\frac{1}{2}\text{ mm}$  oder stellenweise noch weniger. Bei seiner Erhebung aus der übrigen Schleimhaut nimmt der Ringwall Drüsen und Blutgefässe mit, an den meisten Stellen schliesst er 3 bis 4, parallel neben einander aufsteigende Drüsenröhren ein. Ein Theil der Drüsen geht im Bogen in den Randtheil der Decke über, andere öffnen sich mit schrägen Schlitzten, bevor sie die Decke erreicht haben. Mit den Drüsen treten auch Arterienpfeiler in die Kapselwand ein und sind gleich ihnen bis in die Decke hinein zu verfolgen. Bei der Fruchtkapsel von U. sind die Arterien weiter als bei EB., ich messe Lichtungen von  $35\text{--}40\text{ }\mu$  bei einer Wanddicke von nur  $7\text{ }\mu$ . Das ergibt eine Verhältnisszahl Lichtung: Wanddicke von  $1:0,2$ . Wie viel Gewicht man auf den so erheblichen Unterschied in den Arterien mit den beiden Präparaten U. und EB. legen darf, ist schwer zu sagen. Im Fall EB. kann der Tod durch Asphyxie eine abnorme starke Contraction der Arterien veranlasst haben, im Fall U., einem durch eintägige Uterusblutung eingeleiteten Abortus, können die Arterien zur Zeit der Ausstossung abnorm weit gewesen sein. Vorläufig kann man nur die Befunde constatiren und weitere Messungsergebnisse abwarten. Wie wichtig es aber ist, den Contractionszuständen der Arterien seine Aufmerksamkeit zuzuwenden, wurde schon oben hervorgehoben.

Ringsherum enthielt der Ringwall der Fruchtkapsel grosse,  $0,2$  bis  $0,7\text{ mm}$  weite Bluträume. Es sind dies die netzförmig verbundenen Sinus, denen wir bei EB. schon im frischen Uterus begegnet waren, und von denen Coste schon vor vielen Jahren eine treffliche Abbildung gegeben hat. Bei ihrem Uebergang in die Decke werden diese Sinus enger und nehmen schliesslich den Charakter einfacher Capillaren an.

Das Zwischengewebe des Ringwalles zeigt sich von zahlreichen Lücken durchbrochen, schwammig von Ansehen, ein Verhalten, das auf eine während des Lebens vorhandene ödematöse Schwellung hinweist.

Die Innenfläche der Fruchtkapsel trägt nicht nur am Boden über der Decidua basalis, sondern auch an Ringwall und Decke eine theilweise Bekleidung von flächenhaft ausgebreiteten Zellen. Stellenweise fehlt die Bekleidung ganz, stellenweise bildet sie knotenartige Verdickungen. Dazwischen liegen aber grössere Strecken, wo eine einfache Lage von  $10$  bis  $13\text{ }\mu$  messenden ründlichen Zellen über der scharf abgegrenzten bindegewebigen Unterlage glatt hinwegzieht. Diese Schicht kann meines Erachtens nur als Epithel gedeutet werden. In wie weit sie schon während des Lebens unterbrochen war, ist schwer zu entscheiden. Die Vorgeschichte des Präparates bietet für dessen intacte Beschaffenheit naturgemäss keinerlei Garantie.

Frucht Kl. Von Herrn Collegen Prof. Kleinwächter in Czernowitz, dem ich schon verschiedene freundliche Zusendungen verdanke, erhielt ich am 30. Juni 1896 eine kleine Frucht, etwa  $2\frac{1}{2}$  <sup>cm</sup> lang, 1,3 <sup>cm</sup> breit und  $\frac{3}{4}$  <sup>cm</sup> dick. Durch Alkoholwirkung war die Oberfläche des Präparates stark geschrumpft.<sup>1</sup> Ich härtete es, ohne es zu eröffnen in toto, und liess es mikrotomiren. Wie sich herausstellte, so lag in der Hauptsache nur die Fruchtkapsel vor, die auf der einen, basalen Seite etwas defect war. Der Ringwall zeichnete sich auch hier durch zahlreiche weite Gefässräume aus. Im Uebrigen ist die Conservirung des Präparates, bezw. die Ueberhärtung seiner Aussenschicht durch Alkohol für eine genaue histologische Analyse der Deciduaverhältnisse und besonders für die Verfolgung der Epithelien nicht sehr günstig. Dagegen tritt das Verhalten der Frucht und Fruchtkapsel klar hervor. Die Chorionblase, in ihrem längsten Durchmesser etwa 8 <sup>mm</sup> messend, steht von der Fruchtkapsel im Allgemeinen  $\frac{1}{2}$ , bis  $\frac{3}{4}$  <sup>mm</sup> weit entfernt, und der Zwischenraum zeigt sich von den in verschiedener Richtung durchschnittenen Zotten grösstentheils erfüllt, dabei liegen aber die Zotten keineswegs gedrängt, sie platten sich auch nicht an einander ab, sondern sie sind durch mehr oder minder schmale intervillöse Räume von einander geschieden. Auch von der Decidua stehen sie meistentheils ab, durch freie Spalten davon geschieden. Einzelne Stellen finden sich jedoch, wo Zotten mit einem Theil ihrer Oberfläche die Decidua berühren und sich sogar anscheinend mit ihr verlöthen. Ich wage nicht zu entscheiden, ob es sich schon um wirkliche Haftzotten handelt, oder um schräge Anlagerung von Zotten an die Decidua, die ja eine Verwachsung vortäuschen können. In einem dem Ringwall anliegenden Theil des Fruchtsackes findet sich zwischen Chorion und Decidua ein Bluterguss (Fig. 8).

Die Embryonalanlage befindet sich jedenfalls noch auf einer sehr frühen Stufe der Entwicklung. Eine innerhalb der Chorionblase liegende zweite epitheliale Blase von 0,8 auf 1,4 <sup>mm</sup> Durchmesser, ist als Nabelblase zu verstehen. Ihre dünne Umkleidung hängt durch einen gefässhaltigen Stiel mit der Mesenchymauskleidung des Chorions zusammen und längs desselben finden sich auch Bildungen, die auf die Anfänge einer Embryonalanlage und auf eine Markamnionhöhle bezogen werden können. Ohne genaue Reconstruction ist indessen eine Deutung der unscheinbaren Gebilde nicht zu unternehmen.

Zotten fehlen indessen die Capillaren noch ganz, oder sie sind nur in ersten Anfängen vorhanden. Nach aussen sind das Chorion und seine Zotten von einer Zellschicht eingefasst, die an manchen Stellen (durch Reagenzwirkung) vom Mesenchymlager abgehoben erscheint. Die Schicht zeigt zwei über einander liegende Kernreihen. Nach der jetzt üblichen Terminologie umschliesst sie die sogenannten Langhans'schen Zellen und das Syncytium oder die Deckschicht. Die Deckschicht ist an manchen Stellen etwas verbreitert. Bedeutendere Auswüchse, wie sie für spätere Entwicklungsstufen bekannt sind, treten noch nicht auf.

Von neueren Beobachtungen anderer Forscher dürften wohl hier besonders noch die von Graf v. Spee Erwähnung verdienen;<sup>1</sup> dessen Frucht v. H. gehört unstreitig zu den jüngsten bis jetzt bekannten. Der Abortus war 5 Wochen nach der letzten Periode erfolgt. Die Fruchtkapsel mass 9 mm, ihre Lichtung 7 mm, das Ei war in der Fruchtkapsel durch einen Bluterguss wie festgemauert, seine Dimensionen schlägt Graf Spee auf 6 und 4 1/2 mm an. Schon diese sehr junge Frucht zeigt am Chorion die drei wohlbekannten Schichten Mesenchym, Langhans'sche Zellschicht und Deckschicht. Die Langhans'sche Zellschicht bezeichnet Graf Spee kurzweg als Chorionectoblast, die Deckschicht als accessorische Schicht.

Zwischen Langhans'scher Zellschicht und Deckschicht sieht Graf Spee eine scharfe Trennung durch eine Cuticularschicht. In ersterer Schicht finden sich Mitosen, in letzterer nicht. Die Oberfläche der Deckschicht kann einen büstenförmig zerfaserten Besatz zeigen. Die Herkunft des Syncytiums der Chorionzotten kann, wie Graf Spee ausdrücklich bemerkt, überhaupt nicht direct entschieden werden, und er erschliesst aus einer Reihe von Momenten, dass das Syncytium von bindegewebigen Elementen im Uterus abzuleiten sei, die in den durch kein Epithel abgeschlossenen Raum der Fruchtkapsel übergewandert sein sollen.

Gehe ich nun zur Discussion fremder und eigener Beobachtungen über, so muss ich, wie dies ja Andere vor mir schon gethan haben, die natürlichen Schwierigkeiten betonen, die uns aus dem ungenügenden Material<sup>2</sup> erwachsen. Sparsam, lückenhaft, schlecht conservirt oder auch pathologisch verändert kommt es dem einzelnen Beobachter in die Hände, und die entscheidenden frühesten Entwicklungsstufen hat überhaupt noch kein Beobachter gesehen. So wird es verständlich, dass in allen obschwebenden Fragen so ziemlich alle logisch ausdenkbaren Möglichkeiten der Beantwortung ihre Vertreter

<sup>1</sup> Nr. 27.



gefunden haben. Es haben eben gar manche Beobachter von ihren besonderen Ecken aus nur das eine oder andere Stück des bearbeiteten Gebietes überblicken können und sich dann veranlasst gesehen, mit mehr oder weniger Scharfsinn das Nichtgesehene dazu zu construiren. Unter diesen Umständen liegt die einzige Aussicht, aus der Tretmühle unbeweisbarer Behauptungen heraus zu klareren Anschauungen zu gelangen, in der Gewinnung neuen und möglichst tadellosen Materiales. Mit solchem muss es allmählich gelingen, gewisse Anschauungen fester zu begründen, andere endgültig bei Seite zu schaffen. Das so oft geübte Verfahren, aus Befunden an Fehlgeburten des zweiten Monates Rückschlüsse auf Vorgänge der allerersten Zeit zu ziehen, ist wohl gegenwärtig auf dem Punkt verlassen zu werden, und man fängt allenthalben an, die Beobachtung möglichst früher Stufen in ihr Recht zu setzen.

Allein auch da bedarf es der strengen Kritik, und stets wird man sich Rechenschaft geben müssen, dass an mangelhaft fixirtem und conservirtem und vollends an pathologischem Material, an Fehlgeburten und an Leichen feinere histologische Befunde nicht zu erwarten sind, und dass z. B. selbst die Frage über das Fehlen deciduärer Epithelüberzüge häufig nur mit bedingter Sicherheit wird entschieden werden können. Das unanfechtbarste Material für die meisten obwaltenden Fragen stellt uns zur Zeit die operative Thätigkeit der Gynäkologen in Aussicht. In wie weit man die nach manchen Richtungen so werthvollen Ergebnisse neuerer Forscher (Turner, Strahl, Duval, Selenka, Hubrecht u. A.) über thierische Placentarbildungen der Deutung menschlicher Verhältnisse zu Grunde legen darf, das bedarf im Einzelnen noch sehr der Erwägung. Gerade auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiete haben wir schon gar manche Ueberraschungen erlebt und dabei erfahren, dass allgemeinere Gesetze in der Regel erst dann formulirbar sind, wenn das thatsächliche Material in seiner gesamten Breite vorliegt.

Ich gebe zunächst eine Uebersicht über die vorliegenden Hauptfragen und über deren vorgeschlagene Lösungen. Bei Aufzählung der Gewährsmänner für die einzelnen Ansichten mache ich keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

### **I. Lagerungsstätte des Eies.**

1. Das Ei liegt der Innenfläche der Schleimhaut auf, ohne zunächst in directe Beziehung zu ihr zu treten (Langhans, Leopold).
2. Das Ei treibt seine Zotten in die Mündungen der Uterindrüsen

## II. Bildung der Fruchtkapsel.

1. Das Ei lagert sich in eine Schleimhautspalte und wird von deren Rändern überwachsen (Sharpey, Kölliker).

2. Das Ei lagert sich der Schleimhaut flach auf. Die Schleimhaut in der Umgebung schwillt in Folge eines vom Ei ausgehenden Reizes stärker an, bildet zunächst den Ringwall und weiterhin die Decke der Kapsel, und diese schliesst sich ihrerseits durch Zusammentreffen der Ränder als Narbe (Kollmann, Leopold).

3. Die Fruchtkapsel ist ein nach Durchbruch der Oberfläche im Bindegewebe der Schleimhaut befindlicher Hohlraum. Die compacte Schicht der Schleimhaut wird zur Kapsel, die tiefere Schicht zur Placenta (Hofmeier und, wenn ich richtig verstehe, auch Hart u. Gulland).

## III. Verhalten der Chorionzotten zu den Blutgefässen.<sup>1</sup>

1. Die Zotten treiben die Endothelwandungen der oberflächlichen Blutgefässe vor sich her und behalten von Seiten derselben eine gesonderte Bekleidung (Keibel).

2. Die Zotten durchbrechen die Wand der oberflächlichen Schleimhautgefässe und tauchen frei in deren Lichtung ein (ältere Darstellung von Leopold).

3. Die Schleimhaut wird von den gegen sie andrängenden Zotten angefressen, die oberflächlichen Schleimhautgefässe brechen auf und ergiessen nun ihr Blut in die intervillösen Räume (Kölliker, Leopold, Hofmeier).

## IV. Ursprüngliche Bedeutung der intervillösen Räume.

1. Die intervillösen Räume sind ursprünglicher Uterusraum, das heisst Raum zwischen Ei und Schleimhaut bzw. zwischen Ei und Fruchtkapsel (Langhans, Leopold).

2. Die intervillösen Räume entstehen als secundäre Spalten innerhalb des sog. Syncytiums (Kossmann).

3. Die intervillösen Räume liegen zwischen dem Uterusepithel und der bindegewebigen Schleimhaut.

2. Die Placentarsepta sind frei hervortretende Auswüchse der Schleimhaut (Leopold).

3. Die Placentarsepta sind die interglandulären Brücken der Schleimhaut und als solche von frühester Zeit ab vorhanden (die Vertreter vom Einwachsen der Zotten in die Drüsen).

Hinsichtlich der Zeit des Auftretens deciduärer Fortsätze liegen die Angaben von Leopold vor, wonach solche schon sehr früh in die intervillösen Räume vordringen.

## VI. Zellenbekleidung der Chorionzotten.

Uebereinstimmend anerkennen seit Langhans (1878) alle Beobachter das Vorhandensein einer oberflächlichen Deckschicht, des sogenannten Syncytiums und einer tieferen Zellenlage, der sogenannten Langhans'schen Zellen. In der Deutung dieser beiden Schichten gehen aber die Autoren weit aus einander:

### A. Deckschicht (Syncytium).

1. Die Deckschicht ist fötales Chorionepithel (Köl liker, Langhans, Leopold, Kastschenko, Minot, Hofmeier, Hart und Gulland, u. A.).

2. Die Deckschicht entstammt dem mütterlichen Uterus bzw. dessen Drüsenepithel (Goodsir, Turner, Ercolani, Selenka, Kossmann, Merttens, u. A.).

3. Die Deckschicht geht aus mütterlichen Bindegewebszellen hervor (Graf v. Spee).

4. Die Deckschicht ist das mütterliche Gefäßendothel (Waldeyer?).

5. Die Deckschicht entstammt den Zellen der Corona radiata (Hofmeier).

### B. Langhans'sche Zellen.

1. Die Langhans'schen Zellen sind das einzig vorhandene Chorionepithel (alle Autoren, die der Deckschicht mütterlichen Ursprungs zuschreiben).

2. Sie sind die tiefere Schicht des Chorionepithels und mit der Deckschicht genetisch zusammengehörig (Kastschenko,<sup>1</sup> Minot).

Es hat keinen Zweck, die soeben übersichtlich zusammengestellten Differenzpunkte der Reihe nach durchzunehmen und zu discutiren. Auch beabsichtige ich nicht, mich weiter als durchaus nöthig, von meiner eigenen Beobachtungsbasis zu entfernen. Ich werde also von den oben besprochenen fremden und eigenen Beobachtungen diejenigen hervorheben, die mit der einen oder anderen von den präcisirten Annahmen endgültig aufräumen.

Da scheint mir vor Allem die von Leopold und mir übereinstimmend hervorgehobene Thatsache im Vordergrund zu stehen, dass die Decidua basalis während der ersten Schwangerschaftszeit sämtliche Eigenschaften der unverletzten Schleimhaut besitzt, den Epithelüberzug, die compacte und die ampulläre drüsentragende Schicht, und in der ersteren die bis unter das Epithel reichenden Capillaren. Daraus ergibt sich sofort, dass das in den Uterus gelangte befruchtete Ei sich der Innenfläche der Schleimhaut flach muss aufgelagert haben, ohne in deren Tiefe zu dringen. Weder hat es sich in besondere Spalten der Oberfläche noch in Drüsen eingebohrt, noch ist es unter Zerreissung der Schleimhautoberfläche in's Bindegewebe der Schleimhaut vorgedrungen.

Bemerkenswerth erscheint die ziemlich grosse Ausdehnung des Bodens der Fruchtkapsel. An meinem Präparat EB. beträgt der Durchmesser etwa 1<sup>cm</sup> und besonders im peripherischen Theil des Kapselbodens öffnet sich eine grössere Zahl von Drüsenschläuchen (12 bis 15 im Bereich eines Durchmessers). Aehnliche Verhältnisse zeigen die Abbildungen (Taf. I—III) von Leopold).

Ringwall und Decke der Fruchtkapsel bestehen auch ihrerseits aus Schleimhautgewebe. Von unten her treten Drüsen und Blutgefässe in den Ringwall ein und steigen bis zur Decke empor. Die schräg verzerzten Mündungen der Drüsen sieht man bekanntlich schon mit blossem Auge über die Aussenfläche der Kapsel zerstreut. Die Fruchtkapsel verdankt ihre Entstehung, nach ihrem gesammten Verhalten zu schliessen, einer örtlichen Anschwellung der Schleimhaut. Daran betheiligen sich nur deren obere Schichten; die Hauptmasse der ampullären Schicht bleibt in der Tiefe unterhalb des Ringwalles liegen. Als naturgemäss ergibt sich die schon von älteren Beobachtern ausgesprochene Annahme,<sup>1</sup> dass das Ei nach Art eines Entzündungsreizes auf seine Umgebung wirkt und diese zu stärkerer Blutfülle und zu ödematöser Schwellung veranlasse. Dabei ist aber vorauszusetzen, dass sich das Nest für das Ei erst bildet, wenn dieses eine ge-

wisse Ausdehnung gewonnen hat. Wäre dies nicht der Fall, so wäre die relativ so grosse Ausdehnung des Fruchtkapselbodens schwer zu verstehen. Ueber die Bildung des ersten, vom Ringwall umgebenen grubenförmigen Nestes aber und über die Bildung und den Schluss der Kapseldecke besitzen wir noch keine Beobachtungen, und wir sind daher in Betreff dieser Vorgänge auf blosse Vermuthungen angewiesen.

Wenn sich die Fruchtkapsel, unserer Voraussetzung zufolge, als eine ringförmige Schwellung der Schleimhaut anlegt, deren Ränder sich in der Folge durch concentrische Verwachsung zur Decke schliessen, so hat man nicht nur an der äusseren, sondern auch an der inneren Kapselfläche die Attribute einer freien Schleimhautoberfläche, Epithelüberzug und Drüsenmündungen zu erwarten. Aussen sind diese Attribute unbestritten vorhanden, innen kommen sie, wie oben hervorgehoben worden ist, der Bodenfläche zu. Allein auch der freie Theil der Kapselwand kann, wie dies (S. 415) gezeigt wurde, in jüngeren Stufen an seiner Innenfläche noch stellenweise Epithelbekleidungen tragen. Klaffende Drüsenöffnungen habe ich selber bis jetzt an der Innenfläche der freien Kapselwand nicht zu finden vermocht, dagegen bin ich vielfach compacten, schräg an die Oberfläche herantretenden Zellensträngen begegnet, die ich als comprimirt Drüsen anzusehen geneigt bin. Wenn die freie Wand der Fruchtkapsel als eine gebogene Falte oberflächlicher Schleimhautschichten aufzufassen ist, so stehen selbstverständlich die Drüsen und deren Mündungen auf der concaven Seite der Falte unter anderen Bedingungen der Ausbreitung, als auf der convexen. Hier werden sie aus einander gezerrt, dort aber comprimirt werden. Andere Beobachter und vor Allem der so zuverlässige Langhans tragen kein Bedenken, von innerer Ausmündung der Capsularisdrüsen zu sprechen.<sup>1</sup> Jedenfalls darf man in dem Sinn, wie es schon Langhans gethan hat, aussprechen, dass die Höhlung der Fruchtkapsel ein durch Schleimhautfaltungen abgeschnürter Theil der allgemeinen Uterushöhle ist, der erst nachträglich durch Verlust seines Epithels seine ursprünglichen Eigenschaften eingebüsst hat.

Die von ihren Zotten umgebene Frucht liegt während geraumer Zeit in der Fruchtkapsel völlig lose eingeschlossen und sie kann nach deren Eröffnung ohne Weiteres herausgenommen werden. Dieses für die Zeit der 4. Woche schon von Langhans gebührend gewürdigte Verhalten gehört wieder zu den grundlegenden Thatsachen, mit deren Feststellung eine ganze

thatsächlichen Befunde gegenüber als unhaltbare Fiction zu bezeichnen. Zugleich wird aber auch jener Auffassung der Boden entzogen, die die Deckschicht der Zottenepithelien (das sogenannte Syncytium) als übergestülpte Drüsenepithelien deutet. Wollte man trotzdem an der Annahme von der uterinen Abstammung der epithelialen Deckschicht festhalten, so könnte dies nur unter Herbeiziehung complicirter Hülfsypothesen geschehen. Man müsste sich entweder denken, dass die inneren Epithelien der Fruchtkammer von der Wand sich ablösen, in den Zwischenzottenräumen vertheilen und dann nachträglich den Zotten sich anlagern; oder man müsste eine von bestimmten Punkten aus stattfindende Ueberwanderung von uterinen Epithelialzellen auf das Chorion annehmen, wobei dann allerdings zu erklären bliebe, weshalb der Ueberzug von früh an so gleichmässig über das Chorion vertheilt erscheint. Diese beiden Hülfsypothesen leiden gleich sehr an innerer Unwahrscheinlichkeit und halten vor keiner strengeren Prüfung Stich.

Die Zellengliederung der Deckschicht erscheint auf den jüngsten bis jetzt beobachteten Stufen der Chorionbildung noch nicht verwischt. So spricht Leopold bei seinen jüngsten Früchten noch von einer aus einzelnen Zellen bestehenden Epitheldecke, und auch meine eigenen Beobachtungen zeigen mir bei Kl. und bei anderen sehr jungen Präparaten unzweifelhaft Andeutungen von Zellengrenzen.

Mag die Verschmelzung der Zellengrenzen früher oder später geschehen, so wird man gut thun, dem Begriff des Syncytiums keine allzu spezifische Bedeutung zuzuschreiben. Mit Recht hat in der Braunschweiger Discussion vom 21. September d. J. C. Fränkel hiervor gewarnt, und er hat hervorgehoben, dass während der Schwangerschaft die verschiedensten epithelialen und Binde-substanzgewebe Neigung haben, Syncytien zu bilden.<sup>1</sup> Syncytien sind in der That keine spezifischen Gewebsformen, sondern es sind Gewebszustände, die bestimmten Phasen des Protoplasmalebens entsprechen. Verfolgen wir die Syncytienbildung an eingehender studirten Objecten, an den seit de Bary's Arbeiten classisch gewordenen Myxomyceten oder am Keimlager von Selachiern oder Knochenfischen, so finden wir stets, dass das Auftreten syncytialen Verbandes mit Höhepunkten in der Thätigkeit des Protoplasmas zusammenfällt, sowohl mit gesteigerter Aufnahme und Verarbeitung von Stoffen als mit gesteigerter Beweglichkeit. Die Bezeichnung „leichtflüssig“, auf das Protoplasma angewendet, ist physikalisch unrichtig, denn das Protoplasma als organisirte Masse ist keine Flüssigkeit im physikalischen Sinn, gleichwohl drückt das Wort unter den uns verfügbaren vielleicht noch am ehesten den Begriff aus, um den es sich hier handelt.

<sup>1</sup> Nr. 29, S. 1210.

Günstige Ernährungsverhältnisse sind wohl die allgemeine Grundbedingung für das Zustandekommen von Syncytien, und solche sind sicherlich auch im Inneren der Fruchtkapsel reichlich geboten.

Es ist hier vielleicht der Ort eines Begriffes zu gedenken, der schon in den älteren Arbeiten von Langhans und von seiner Schule, und neuerdings sehr ausgiebig in den Beschreibungen von Leopold Verwendung findet. Es wird nämlich öfters von Fibrinschichten gesprochen und diesen eine ganz bestimmte Rolle bei Verbindung der Theile zugeschrieben. Das in späteren Stufen auftretende sogenannte canalisirte Fibrin von Langhans ist schon von ihm selber als degenerirte Zellschicht gedeutet worden. Im Uebrigen kann in Betreff von manchen der unorganisirten Streifen, die unter dem Namen von Fibrin mitlaufen, die Frage aufgeworfen werden, ob sie nicht eher als Schleimausscheidungen aus den geschwellten Drüsen der Decidua basalis zu verstehen sind. Die Möglichkeit von wirklicher Fibrinausscheidung innerhalb der Fruchtkapsel ist allerdings nicht ausgeschlossen; denn wenn das Epithel der inneren Oberfläche auch nur theilweise abgestossen wird, so muss aus den Schleimhautgefässen Blutplasma in die Fruchtkapsel hinein transsudiren und in den intervillösen Räumen sich verbreiten. Nun lässt aber Leopold nicht nur die Chorionzotten durch Fibrin mit der Uteruswand verklebt sein, sondern auch der Verschluss der Fruchtkapsel soll durch Fibrin vermittelt werden. Dies setzt voraus, dass das Fibrin schon während des Lebens in fester Form ausgeschieden worden sei, eine Voraussetzung, die wie mir scheint, einer besonderen, bis jetzt noch von Niemand gegebenen Begründung bedarf. Mit demselben Recht könnte man da, wo die Autoren von Verklebung bestimmter Schichten durch Fibrin reden, zur Zeit noch das Vorhandensein offener, während des Lebens von einer gerinnbaren Flüssigkeit angefüllter Spalträume behaupten.

Eine der merkwürdigsten Eigenthümlichkeiten der Uterusschleimhaut, auf die übrigens Leopold schon in seiner Arbeit vom Jahre 1878 hingewiesen hat, liegt im Verhalten ihrer Blutgefässe.<sup>1</sup> Drei Punkte treten uns auffällig entgegen:

1. Der direct von aussen her erfolgende, durch keine Submucosa ver-

2. Die Ausbildung der oberflächlich liegenden Capillarnetze.

3. Die geringe Entwicklung venöser Abflussbahnen, sowohl was Zahl als Weite der Röhren betrifft.

Bei den gegebenen Einrichtungen wird es leicht verständlich, welche einschneidende Rolle vasomotorische Vorgänge im Leben des Uterus spielen müssen. Die aus dem Verhalten der Gefässe für die Bedingungen der Menstruation sich ergebenden Folgerungen hat seiner Zeit bereits Leopold gezogen. Bei der Enge der venösen Abflüsse müssen schon mässige Erweiterungen der zuführenden Arterien zu Ueberfüllung der Schleimhautcapillaren und zu ödematöser Schwellung des Gewebes führen.<sup>1</sup>

Beim Beginn der Schwangerschaft erfolgt die hyperämische Schwellung der Schleimhaut zwar in der gesammten Höhlung des Uteruskörpers, aber Grad und Charakter der Schwellung sind in den verschiedenen Abschnitten sehr verschieden. Während im Bereich der Decidua vera die Vergrösserung der Drüsen in den Vordergrund tritt, kommt es im Bereich der Decidua basalis und, von da aus übergreifend, noch im Ringwall der Decidua capsularis zu einer ganz ausnehmenden Erweiterung der Capillarräume, so dass das Zwischengewebe und selbst die Drüsen innig zusammen gedrängt werden. Strotzend erweiterte Gefässröhren treiben auch die dem Ei zugekehrte Oberfläche der Schleimhaut wulstig vor sich her.

Die über den erweiterten Bluträumen liegende, diese vom Epithel trennende Gewebsschicht geht bei meinem Präparat EB. stellenweise bis zu einer Dicke von 10 bis 12  $\mu$  herab. Unter diesen Umständen ist es verständlich, dass bei fernerhin zunehmender Füllung die Gefässe platzen, oder von andrängenden Zotten durchbrochen werden können. Schon Langhans, sowie Kölliker haben<sup>2</sup> die Vermuthung ausgesprochen, dass das Schleimhautgewebe von wuchernden Chorionzotten angefressen und theilweise zerstört werden könne, wobei die Gefässe sich öffnen und ihr Blut in die intervillösen Räume ergiessen sollten. Für die Auflockerung der Schleimhaut durch Chorionzotten führt neuerdings Leopold directe Beobachtungen an. Er sieht die Schleimhaut an ihren Berührungsstellen mit Zotten sehr zellenreich und „wolkenartig aufgewühlt“ werden. Auch schildert er bei Besprechung seines Falles II Blutgefässe, die nach der Fruchtkapsel hin offen sind, und er spricht von Blut in den intervillösen Räumen. Seine Tafel III zeigt eröffnete Blutgefässe, aber keine in der Fruchtkapsel vertheilten Blutkörnchen.



hatte übrigens schon Langhans in seiner classischen Placentaarbeit vertreten,<sup>1</sup> er hatte dabei das Gewicht weniger auf den Einfluss der Zotten verlegt, als auf die colossalen das Gewebe der Decidua basalis auflockernden Zellenwucherungen.

Die Darstellungen von Langhans, Kölliker und von Leopold bestechen jedenfalls durch ihre Einfachheit. Auch lässt sich zu Gunsten einer theilweisen Auflösung des ursprünglich vorhandenen Schleimhautgewebes die Thatsache anführen, dass in der ausgebildeten Placenta geschlängelte Arterien innerhalb der Septa bis gegen das Chorion hin verfolgbar sind. Es liegt nahe, in diesen Bildungen die Arterienpfeiler zu sehen, die in der Schleimhaut von Anfang ab vorhanden gewesen, und die ja bis dicht unter deren Oberfläche emporgedrungen waren. Der blutführende Placentarraum ist, wenn wir obige Deutung der Vorgänge annehmen, nichts Anderes, als der ursprüngliche Kapselraum, d. h. ein Stück von der ursprünglichen Uterushöhle, das durch Auflösung von Schleimhautgewebe erweitert worden und in seinen Beziehungen zu Arterien und Venen an die Stelle der zerstörten Capillaren getreten ist. Dies Raumsystem umgibt das Ei ursprünglich rings herum. Nach der Darstellung von Langhans<sup>2</sup> soll es sich weiterhin dadurch zum eigentlichen Placentarraume verengen und abschliessen, dass das Chorion laeve von einer bestimmten Zeit ab mit der Kapselwand verwächst. Ein Bedenken scheint dieser Auffassung noch entgegen zu stehen:

Wenn in der That die Gefässe der Schleimhaut schon von der dritten Woche ab nach der Fruchtkapsel hin aufbrechen, so erwartet man, sämtliche, das Ei umgebende intervillösen Räume von früher Zeit ab mit Blut erfüllt zu finden. Bei nachweisbar pathologischen Fehlgeburten steckt allerdings das Ei oft in einem dichten Blutgerinnsel, aber als normal darf man solch ein Vorkommniss nicht ansehen. Ob und wie das Bedenken zu beseitigen ist, das muss durch spätere Beobachtungen festgestellt werden.

Als beachtenswerth möchte ich zum Schluss die Thatsache hervorheben, dass im dritten Schwangerschaftsmonat die Umbilicalgefässe sich nicht über ein beschränktes Feld ausbreiten, sondern über beinahe die gesamte Innenfläche des Chorion.

---

Nachtrag.

## UMSCHLIESSUN

van Heuckelum zur Aufnahme  
genbeck van Heuckelum  
Umsicht behandelt und so  
obachtungen sammeln können  
Umständen meine an Detail  
dessen kann es wohl der Sa  
dahin nur selten zugängliche  
hängig gesammelte Befunde

### Verzeichniss der benützten Litteratur.

Für ausführlichere Litteraturangaben verweise ich auf die Schrift von Merttens, sowie auf Minot's *Bibliography of vertebrate Embryology*.

1. Bischoff, Th., 1842. *Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies*.
2. Derselbe, 1845. *Entwicklungsgeschichte des Hundeeies*.
3. Bumm, E., 1892. Ueber die Entwicklung des mütterlichen Blutkreislaufes. *Archiv für Gynäkologie*. Bd. XLIII. Hft. 2.
4. Friedländer, C., 1870. *Physiologisch-anatomische Untersuchungen über den Uterus*.
5. Hart, D. B. and Gulland, G. L., *On the structure of the human Placenta Laboratory Reports of the Royal College of Physicians*. Edinburgh. Vol. IV.
6. M. Hofmeier, 1897. Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der menschlichen Placenta. *Zeitschrift für Geburtshülfe und Gynäkologie*. Bd. XXXV. Hft. 3.
7. v. Kahliden, Ueber das Verhalten der Uterusschleimhaut während und nach der Menstruation. *Separatabdruck aus den Beiträgen zur Geburtshülfe und Gynäkologie*. Stuttgart, Enke.
8. Kastschenko, N., 1885. Das menschliche Chorionepithel und dessen Rolle bei der Histogenese der Placenta. *Dies Archiv. Anat. Abthlg.* S. 451.
9. Keibel, F., 1889. Zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Placenta. *Anatomischer Anzeiger*. Bd. IV. Nr. 17.
10. Klein, G., 1891. Entwicklung und Rückbildung der Decidua. *Zeitschrift für Geburtshülfe und Gynäkologie*. Bd. XXII. Hft. 2.
11. Kölliker, A., 1884. *Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und höherer Thiere*. 2. Aufl.
12. Kollmann, J., 1879. Die menschlichen Eier von 6 mm Grösse. *Dies Archiv Anat. Abthlg.* S. 275.
13. Kossmann, R., 1898. Das Syncytium der menschlichen Placenta. *Centralblatt für Gynäkologie*. Nr. 44.
14. Kupffer, 1888. Decidua und Ei des Menschen am Ende des ersten Monats. *Münchner medic. Wochenschrift*. Nr. 31.
15. Langhans, Th., 1877. Untersuchungen über die menschliche Placenta. *Dies Archiv. Anat. Abthlg.* S. 188 ff.
16. Leopold, G., 1878. Studien über die Uterusschleimhaut während Menstruation, Schwangerschaft und Wochenbett. Berlin. Separatabdruck aus *Archiv für Gynäkologie*. Bd. XI—XII.
17. Derselbe, 1897. *Uterus und Kind von der ersten Woche der Schwangerschaft bis zum Beginn der Geburt und der Aufbau der Placenta*. Atlas von 30 Taf.
18. Merttens, J., Beiträge zur normalen u. pathologischen Anatomie der menschl. Placenta. *Zeitschrift für Geburtshülfe und Gynäkologie*. Bd. XXX. Hft. 1.

19. Minot, Ch. S., 1887. Bemerkungen zu Schröder's Uteruswerk. *Anatom. Anzeiger*. Bd. II. S. 19.
20. Derselbe, 1889. Uterus and Embryo. *Journal of Morphology*. Bd. II.
21. Derselbe, 1894. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen*. Deutsche Ausgabe von Sandor Kästner, Leipzig.
22. Reichert, C. B., 1878. Beschreibung einer frühzeitigen menschlichen Frucht u. s. w. *Abhandlungen der kön. Akademie der Wissenschaften*. Berlin.
23. Reinstein-Mogilowa, 1891. Ueber die Betheiligung der Zellschicht des Chorion an der Serotina und Reflexa. *Inaug.-Dissert.* Bern.
24. Selenka, E., 1891. Zur Entstehung der Placenta des Menschen. *Biologisches Centralblatt*. Bd. X. Nr. 24.
25. Selenka, 1892. *Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere*. Hft. V.
26. Schultze, O., 1896. *Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere*.
27. Spee, F. Graf v., 1896. Neue Beobachtungen über sehr frühe Entwicklungsstufen des menschlichen Eies. *Dies Archiv. Anat. Abthlg.* S. 1 ff.
28. Strahl, H., 1891. Placenta und Eihäute in Merkel-Bonnet's *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*. Bd. I.
29. Bericht über die in Braunschweig bei Anlass der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte abgehaltenen Discussion über die Placenta und ihre Eihüllen *Referat im Centralblatt für Gynäkologie*. 1897. Nr. 40. S. 1202 ff.
30. Turner, W., 1873. Observations on the structure of the human Placenta etc. in *Journal of Anat. and Phys.* Bd. VII. 120.
31. Derselbe, 1877. Some general observations on the Placenta etc. *Ebenda*. Bd. XI. S. 33.
32. Derselbe, 1878. On the Placentation of the Ape with a comparison of the Structure of their Placenta with that of the human Female. *Philosoph. Transact.* Vol. CLXIX. S. 523.
33. Waldeyer, W., 1887. Ueber den Placentakreislauf des Menschen. *Sitzungsberichte der k. preuss. Akademie der Wissenschaften*. Nr. 27.
34. Derselbe, 1890. Bemerkungen über den Bau der Menschen- und Affenplacenta. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XXXV. S. 1.

## Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XX u. XXI)

## Taf. XX.

**Fig. 1.** Photographirter Durchschnitt durch die Uteruswand von EB. Man sieht in der Muscularis die zur Schleimhaut aufsteigenden Arterienpfeiler, sowie die verhältnissmässig engen mit Blut gefüllten Venen. Die Decidua basalis charakterisirt sich durch die mächtig geschwellten Capillarräume. Rechts sieht man einen Stumpf der Decidua capsularis, mit den in sie aufsteigenden Drüsen und Blutgefässen. Links ist die Kapsel kurz abgetrennt, aber ihre Abgangsstelle ist an den durchrissenen Gefässen und Drüsen leicht zu erkennen. Die Decidua vera ist auf der linken Seite noch eine Strecke weit sichtbar, rechts ist sie abgelöst. Leider ist die Reproduction der Originalphotographie sehr ungenügend ausgefallen.

## Taf. XXI.

Sämmtliche Figuren sind nach Photographien gezeichnet.

**Fig. 2.** Durchschnitt durch die Decidua vera von EB. Die Figur zeigt: 1. die kompakte Schicht mit ihren gestreckten Drüsengängen, 2. die ampulläre Schicht, deren Drüsenräume faltig und zum Theil stark erweitert sind und 3. die an die Muscularis anstossende Grenzschicht mit ihren engen Canälen, die zum Theil noch in die Muscularis hereinragen.

**Fig. 3.** Decidua basalis von EB. Rechts noch der Anfang der Dec. capsularis; die Mitte des Feldes zeigt enorm erweiterte Capillargefässe. Die Drüsenschläuche sind in der Mitte flach gedrückt und sie weichen bogenförmig zur Seite aus. Die Bogen werden mit der Annäherung an das Randgebiet flacher, und neben dem Beginn der Dec. capsularis sieht man die Drüsen steil zur Oberfläche emporsteigen.

**Fig. 4.** Aus der linken Hälfte desselben Präparates. Ausser den Drüsen und Blutgefässen sieht man eine Strecke weit das wohlerhaltene Cylinderepithel der Oberfläche.

**Fig. 5.** Decidua capsularis EB. Der Schnitt zeigt eine der Länge nach getroffene erweiterte Capillare, dazwischen angeschnittene Drüsen.

**Fig. 6.** Flächenansicht der Decidua vera und capsularis von Präparat U.

**Fig. 7.** Senkrechter Durchschnitt durch die Decidua capsularis von U. Im Ringwall sieht man rechts die aufsteigenden Drüsen, links ein mächtig erweitertes Blutgefäss.

**Fig. 8.** Durchschnitt durch die Frucht Kl. Von der Decidua basalis ist links ein sehr schmaler Streifen erhalten. Die Decidua capsularis ist vollständig vorhanden, oben und unten zeigt sie den verdickten Ringwall. Das Chorion und seine Zotten, sowie die intervillösen Räume sind ringsherum zu verfolgen. Unten ist ein Bluterguss zwischen Decidua und Chorion. Im Innern des Chorionraumes sieht man eine durchschnittene epitheliale Blase, die ich als Nabelblase deute.

# Der reizleitende Theil des Nervengewebes.

Von

**F. Leydig.**

---

Bei der grossen Bedeutung, welche dem Nervensystem für das thierische Leben zugesprochen werden muss, haben Anatomen und Physiologen, in alter und neuer Zeit, keine Mühe gespart, den Bau des Nervengewebes sich verständlich zu machen, wesshalb denn auch die Zahl der Schriften, welche dahin abzielen, eine überaus umfängliche geworden ist. Auch Verfasser dieses darf sich wohl denen anreihen, welche an den Bestrebungen, die Structur des Nervengewebes aufzuhellen, Theil genommen haben, ja der Autor<sup>1</sup> eines einschlägigen Werkes, obschon er vielfach die Rolle eines Gegners durchzuführen Veranlassung nimmt, meint doch, man könne „ohne Uebertreibung sagen, dass nahezu alle in den letzten Jahrzehnten über die histologische Zusammensetzung des Nervensystems der Wirbellosen erschienenen Schriften bewusst oder unbewusst durch Leydig beherrscht worden seien“.

Auf dem Wege andauernder Studien gelangte ich indessen zu einer Auffassung über die Natur des Nervengewebes, welche in hartem Widerspruch stand zu allgemein angenommenen Lehrsätzen und es kann daher nicht Wunder nehmen, dass ihr bisher nur wenig Zustimmung zu Theil geworden ist.

Es hatte als „Ansicht aller Physiologen“ gegolten, dass das physische ~~Sehatrat~~ der Nervenreizbarkeit in den Fäserchen oder Fibrillen läge, welche

Diesem Gesichtspunkt gegenüber führten mich immer wieder aufgenommene Untersuchungen an höheren und niederen Thieren zu der Ueberzeugung, dass die Fibrillen und Netze, welche als das eigentlich Reibbare im Nervengewebe angesehen worden waren, von untergeordneter Art seien und nur den Werth eines Gerüstwesens besäßen. Das Ergebnis meiner Nachforschungen ging dahin aus, das eigentlich Nervöse sei die bisher kaum oder gar nicht gewürdigte homogene Substanz, welche in den Zwischenräumen des Fibrillen- und Netzwerkes enthalten ist.

Es liegt auf der Hand, dass es sich in diesem Widerstreit der Ansichten um „eine für Histologie und Biologie fundamentale Frage“ handelt und man wird es nicht missbilligen können, wenn ich den Gegenstand abermals zur Sprache bringe, nicht indem ich neue Beobachtungen liefere, sondern durch Abwägen des vorhandenen Materials. Vielleicht darf dies um so mehr geschehen, als doch schon einige Fachgenossen, deren Berechtigung zur Abgabe eines Urtheils nicht in Zweifel kommen kann, so Nansen, Rohde und Friedländer, meine Ansicht theilen, ja einer derselben<sup>1</sup> den Ausspruch gethan hat: „Ich glaube, dass sich die Leydig'sche Auffassung immer mehr als die richtige herausstellen und von grosser Bedeutung werden wird.“

### Spongioplasma.

Die Vorstellung, welche ich mir über den Bau des Nervengewebes gebildet, hängt innig zusammen mit dem, was mich die achtsame Untersuchung der Zellsubstanz gelehrt hat. Danach zeigt das Protoplasma eine Sonderung in eine Art Balken- oder Schwammwerk, dem ich die Bezeichnung Spongioplasma gab, und in einen weichen, hellen homogenen Zwischenstoff, die Räume des ersteren erfüllend, für den ich den Namen Hyaloplasma wählte.<sup>2</sup>

Ueberblickt man die Angaben und Abbildungen, welche ich über die Formverhältnisse des Spongioplasma aus Zellen von Vertebraten und Evertbraten lieferte, so ist zu folgern, dass in Anordnung des Balken- und Schwammwerkes manches Typische sich hindurchzieht, nach Form und Art der verschiedenen Zellgruppen. Wir sehen vor uns eine Organisation, die in feinerem Massstabe denselben Wechsel im Vor- und Zurücktreten, so-

Es giebt Autoren, welche die Richtigkeit meiner Befunde anzweifeln, oder sie wenigstens für „belanglos“ oder auf etwas „Nebensächliches“ gehend, bezeichnen. Was ich von dieser Weisheit halte, war ich so frei schon anderwärts<sup>1</sup> offen auszusprechen, weshalb ich wohl weiterer Bemerkungen darüber mich ent schlagen darf.

---

In Anbetracht unseres Themas ist es vor Allem das Spongionplasma der Ganglienzellen, welches die Aufmerksamkeit in Anspruch nimmt, und es mag in Kürze angeführt werden, wie man in der Kenntniss desselben nach und nach vorwärts schritt.

Aus eigener Erfahrung wusste ich vor längerer Zeit bloss anzuzeigen, dass gewisse Ganglienzellen der Insecten und Anneliden, sowie von Weichthieren eine concentrische Streifung besäßen. Dann, um den von anderer Seite erhobenen Einwand, es sei das streifige Wesen nur auf die Wirkung von Reagentien zurückzuführen, zu entkräften, fasste ich die Ganglienkugeln von *Limax* und *Arion* von Neuem in's Auge und konnte feststellen:

Erstens, dass die Strichelung schon im frischen Zustande, wenn auch allerdings sehr zart gehalten, sichtbar sei. Härtende Flüssigkeiten bewirkten nur, dass die Linien an Schärfe zunehmen.

Zweitens, der Zug der Striche geht concentrisch um den Kern und biegt auswärts dort, wo ein stärkerer Fortsatz der Zelle entspringt, in letzteren ein.

Drittens: Wie im sonstigen, einfach netzigen Spongionplasma sich Knotenpunkte finden, so sind auch hier die blassen zarten Streifen nicht durchweg von gleichem Durchmesser, sondern die Linien besitzen spindelförmige Verdickungen.

Viertens: Zwischen diesem Streifensystem besteht noch ein äusserst feines Netzwerk, hervorgerufen durch Ausläufer der länglich verdickten Hauptfasern.

Fünftens: An der Abgangsstelle eines von der Ganglienkugel entspringenden Nervenfortsatzes zieht sich das Spongionplasma in Form von Längszügen derart in den Fortsatz hinein, dass daraus im weiteren Verlauf die Abgrenzungen oder Wände der Nervenröhren werden.

Endlich war auch noch zu erwähnen, dass bei grossen Ganglienkugeln, selbst wenn sie ohne concentrische Streifung sind, doch ein Spongionplasma als schwammförmig durchbrochene Substanz, gefüllt mit weicher Zwischenmaterie, zugegen sei.

Einige Jahre nachher, indem ich die gleiche Untersuchung auf die

---

<sup>1</sup> Leydig, Altes und Neues über Zellen und Gewebe. *Zool. Anzeiger*. 1888.  
Archiv f. A. u. Ph. 1897. Anat. Abthlg.



Ganglienkugeln von *Aulostomum*, *Dytiscus* und *Astacus* richtete, liess sich darthun, dass die geschilderten Structurverhältnisse im Wesentlichen hier wiederkehren. Das Spongionplasma von bald engerem, bald weiterem Maschengefüge, konnte mit diesem feinen Filzwesen einen längsfaserigen Charakter annehmen und damit zu einem System von Faserstreifen dort werden, wo der Ganglienkörper sich in einen Stiel auszieht, der sich zu einem Nervenursprung gestaltet.

Anbelangend die Ganglienzellen der höheren Thiere, so konnte ich von den Spinalknoten der Katze angeben, dass auch hier ausser dem gewöhnlichen, feinen Schwammwerk in manchen der Zellen eine concentrische, geflechtartige Streifung in derselben Weise zugegen sei, wie bei den namhaft gemachten Wirbellosen.<sup>1</sup>

Ein Decennium später hat Rohde über das Spongionplasma von *Aulostomum* und *Pontobdella* eine höchst wichtige Arbeit erscheinen lassen,<sup>2</sup> in welcher meine Befunde nicht bloss Bestätigung finden, sondern unsere bisherigen Kenntnisse gar sehr erweitert und vervollständigt werden, so dass man die Einzelheiten der bildlichen Darstellungen nicht ohne das grösste Interesse, nach verschiedener Seite hin, betrachten kann. So z. B. Fig. 12 auf Taf. VI „Ganglienzelle von *Pontobdella*“: Hier gewährt der concentrisch verlaufende Zug des Spongionplasma ein Bild, welches lebhaft an Vorkommnisse in der Retina von *Salmo* erinnert. Dort habe ich<sup>3</sup> aus der „inneren Molecularschicht“ auf helle canalartige Bahnen aufmerksam gemacht, welche durch eine bestimmte Längsgruppierung des Spongionplasma zu Stande kommen; auch in der feinspongionösen Rinde des Tectum der Lobi optici erschienen die gleichen lichten Hohlgänge, wie ausgegraben in der schwammigen Materie. Bezüglich ihrer morphologischen Bedeutung getraute ich mir nur zu sagen, dass sie im Ganzen an Nervenröhren erinnern.

Eine andere sehr dankenswerthe Abhandlung hat jüngst Pflücke ans Licht treten lassen, welche im Wesentlichen mit den Angaben von mir und Rohde zusammentrifft.<sup>4</sup> Zum feineren Bau der Nervenzelle führt der Autor unter Anderem an, dass ihre Kernmembran nicht als eine besondere gleichsam cuticulare Ausscheidung des Kernes anzusehen sei, sondern sie sei aufzufassen als ein Verschmelzungsproduct von Kern- und Plasmabestandtheilen. Hierzu darf ich in Erinnerung bringen, dass ich bereits

<sup>1</sup> *Zelle und Gewebe*. Fig. 126.

<sup>2</sup> Rohde, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen.

vor Längerem<sup>1</sup> aussprechen konnte, es geschehe die Begrenzung des Kernes entweder einzig und allein durch die Netzbalken, oder es könne sich eine hautartige Lage auf die Enden der Balken absetzen. Auch was ich bezüglich der Gewebe von *Argulus* anzuzeigen hatte, möchte hierbei in Betracht kommen: In den grossen, auch sonst merkwürdigen Zellen des Fettkörpers war der Kern ohne Membran, die Kernsubstanz füllte einfach die Höhlung aus, welche durch Spongioplasma, das von charakteristischer Anordnung ist, abgegrenzt wird.<sup>2</sup>

Die Umformung des spongioplasmatischen Wabenwerkes in Faserzüge, welche in den Fortsatz des Ganglienkörpers treten, darf ebenfalls Beachtung verdienen.

Ist nämlich der Ganglienkörper sehr gross und dem entsprechend der abgehende Fortsatz breit, so werden die Längsstreifen des Spongioplasma auch in Nerven zur Gerüstsubstanz, indem sie die Wand der Nervenröhren herstellen, von der aus wieder in's Innere der Röhren netzige Vorsprünge sich abzweigen.<sup>3</sup>

Sehr bedeutsam in Absicht auf unsere Cardinalfrage ist es, dass im Falle sich bei höheren Thieren der Fortsatz der Ganglienzelle zu einer einzigen Nervenröhre umwandelt, die Faserzüge und Netze in der Substanz des Axencylinders ebenfalls als Fortsetzungen des Spongioplasma sich ausweisen. Wegen der Wichtigkeit dieses Punktes wird es kaum für unangebracht gelten können, auf den Weg zurückzublicken, der zu dieser Kenntniss nach und nach führte.

Vor Jahren, als ich<sup>4</sup> die Nervenfasern und Ganglienkugeln von *Chimaera monstrosa*, sowohl im frischen Zustande als auch nach Verweilen in Chromsäure, untersuchte, liess sich an dem günstigen Object neben anderem auch deutlich gewahren, dass der „feingranulirte“ Axencylinder in continuirlichem Zusammenhang mit der „Körnermasse“ der Ganglienkugel steht. Die Abbildung, welche ich hiervon gab<sup>5</sup> und der man später ander-

<sup>1</sup> *Zelle und Gewebe*. S. 86 und 87.

<sup>2</sup> *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XXXIII. S. 87. Taf. III. Fig. 32. Taf. IV. Fig. 39, a.

<sup>3</sup> Man wolle vergleichen: *Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere*, auf Taf. VII, Fig. 73: „Ganglienkugel aus dem Gehirn von *Limax*“; ferner in: *Zelle und Gewebe*, Taf. I, Fig. 2: „Ganglienkugel aus dem Bauchmark von *Aulostomum*“.

<sup>4</sup> *Dies Archiv*. 1851.

<sup>5</sup> A. n. O. Fig. 3.

wärts, freilich ohne Nennung der Quelle, wiederholt begegnet, drückt dieses Verhalten nach Behandlung mit Chromsäure aus.

Was nun aber bei den Leistungen der damaligen Mikroskope nur das Aussehen von „körniger Masse“ der Ganglienkugel hatte, löste sich Jahrzehnte danach durch bessere optische Hilfsmittel zu einem feinen Schwammnetz auf, neben der Anwesenheit wirklicher Körnchen. Die Untersuchungen von Schwalbe,<sup>1</sup> Frommann<sup>2</sup> und mir haben nahezu gleichzeitig und unabhängig von einander dies dargethan. Vorher wurden von M. Schultze an gewissen riesigen Ganglienkugeln im Plasma ausser einer „Substantia granulosa“ noch „Fibrillae“ beschrieben, welche in die Fortsätze der Ganglienkugel sich hineinerstreckten.<sup>3</sup> Auf Grund meiner anderweitigen Erfahrungen durfte die Vermuthung geäussert werden,<sup>4</sup> dass die „Substantia granulosa“ bei der Nachprüfung sich als feines Netz- und Gitterwerk werde erkennen lassen, während die „Fibrillae“ nur die stärkeren Bälkchen des Spongionplasma seien, eine Auffassung, die ich auch jetzt noch vertrete. Dass neben den anscheinenden Körnchen des Spongionplasma noch wirkliche Granula zugegen sind, nicht minder Häufchen von Pigmentkörnern, schliesst an das an, was auch andere Ganglienkugeln darbieten.

Zu gleichen Ergebnissen kam ich bezüglich des Axencylinders.

Vor Decennien stellte sich mir dieser Theil der Nervenröhre als „fein-granulirter“ Strang dar. Dann wurde von M. Schultze erkannt, dass der Axencylinder vielmehr ein „fibrilläres Bündel“ sei, und als ich von Neuem den Bau der Nerven verschiedener Wirbellosen (Anneliden und Arthropoden) vornahm, so kam eine weitere Organisation zum Vorschein. Es fand sich nämlich, dass ausser den feinen Längsfäserchen noch ein Maschennetz im Innern der Nervenröhren vorhanden sei, und indem auch die Nerven der Wirbelthiere heran gezogen wurden, liess sich dort die gleiche Structur aufzeigen. Zur Veranschaulichung gab ich Abbildungen von *Aulostomum*, *Segestria*, *Geophilus*, *Aeshna*, *Dytiscus*, *Hyla* und *Rana*.<sup>5</sup>

Ohne von meinen Mittheilungen Notiz zu nehmen, hat Joseph einige Jahre nachher ebenfalls ein zartes Gerüstwerk im Axenraum der Nerven-

<sup>1</sup> Schwalbe, *Bemerkungen über die Kerne der Ganglienzellen*. 1875.

<sup>2</sup> Frommann, *Zur Lehre von der Structur der Zelle*. *Jenaische Zeitschr.* 1875.

<sup>3</sup> M. Schultze, *Observationes de structura cellularum spongiosarum* etc.

fasern beschrieben, das in continuirlichem Zusammenhang stehe mit einem ähnlichen, aber größeren, welches sich in der Markscheide befindet.<sup>1</sup>

Auch später, gelegentlich anderer Untersuchungen, gedenke ich der Anwesenheit des zarten Fachwerkes im Innern der Nervenröhren, so z. B. im Hinblick auf die breiten Elemente des Nervus lateralis bei *Salmo*,<sup>2</sup> oder auch vom Nervus opticus desselben Thieres.<sup>3</sup>

Jahre vorher hatten Kühne und Ewald eine Stützsubstanz in Form eines knorrigen Netzes von „keratoider“ Natur, das die Markscheide durchsetzend bis zum Axencylinder reichte, aufgefunden.<sup>4</sup> Seiner Zeit getraute ich mir nicht zu sagen, ob dasselbe mit dem von mir beschriebenen Maschenwerke zusammenfalle; gegenwärtig möchte ich weniger Zweifel darüber hegen, da ja über Fälle von Verhornung bindegewebiger Substanzen von mir auch anderwärts berichtet werden konnte. Selbst die viel besprochenen Lautermann'schen Einschnürungen schienen sich mir mit dem Fachwesen im Innern der Nervenröhren in Verbindung bringen zu lassen. Ob oder inwieweit solches mit der Erklärung von Rawitz,<sup>5</sup> die Lautermann'schen Einkerbungen seien Zeichen der schrumpfenden Nervenfasern, also Zersetzungsbilder, in Einklang gesetzt werden kann, wäre erst zu bestimmen.

Mit mehr Sicherheit darf gesagt werden, dass die Rauigkeiten des Randes, welche nach Anwendung von Härtungsmitteln der isolirte Axencylinder zeigt, zu dem Wabengewebe Bezug haben, insofern man die Zacken als die gewesenen Ansatzpunkte der Bälkchen ansprechen darf. Schon an älteren Zeichnungen erscheint da und dort der Saum des Axencylinders nicht rein geradlinig, sondern rau, und ohne seiner Zeit davon zu wissen, habe ich ebenfalls den betreffenden Theil von *Dytiscus* mit „zackig fadigem Rand“ dargestellt, unter der Bemerkung, dass er „wohl in Beziehung zum Fachwerk“ stehe.<sup>6</sup>

An Querschnitten von Nerven des Embryo von *Salmo* kam ferner

<sup>1</sup> Joseph, Ueber einige Bestandtheile der peripherischen markhaltigen Nervenfasern. *Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften*. Berlin 1888. Siehe hierzu meine Bemerkungen zum Bau der Nervenfasern. *Biologisches Centralblatt*. Bd. IX, allwo ich auch mittheilte, dass am Embryo von *Lacerta agilis*, der in Sublimat aufbewahrt gewesen, das in's Innere der Nervenröhren sich erstreckende Faserwerk, ebenfalls deutlich zu sehen war.

<sup>2</sup> Leydig, Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. *Zool. Jahrb.* Bd. VII. S. 43.

<sup>3</sup> Derselbe, Zum Bau der Netzhaut des Auges. *Ebenda*. Bd. VII. S. 315.

<sup>4</sup> Kühne und Ewald, *Centralblatt der med. Wiss.* 1877.

<sup>5</sup> Rawitz, Die Ranvier'schen Einschnürungen und Lautermann'schen Einkerbungen. *Dies Archiv*. 1879.

<sup>6</sup> *Zelle und Gewebe*. Fig. 109.

etwas zu Gesicht, was ebenfalls auf das berührte Verhalten hinweist.<sup>1</sup> Man sieht nämlich in der Mitte der Nervenröhren ein „eckig-zackiges“ Körperchen und es liess sich bald ermitteln, dass letzteres ein quer getroffener Faden ist, der als Axenstrang mit dem Schwammwerk oder Spongioplasma zusammenhängt, der Strang also eigentlich die Bedeutung eines verdichteten Spindeltheiles des Gerüstwerkes hat. Nicht in allen Nervenröhren ist ein derartiger Axenfaden anzutreffen, sondern statt dessen nur das gewöhnliche Maschenwesen, wonach zu schliessen, dass auch bezüglich dieser Verhältnisse mancher Wechsel in der Ausbildung stattfinden mag.

Eine ähnliche Bewandniss wird es wohl auch mit den riesigen Nervenfasern im Bauchwerk von *Lumbricus* haben, womit sich alsdann vielleicht entgegenstehende Angaben ausgleichen lassen.

So behauptet z. B. ein neuerer Autor, die Riesenfasern beständen einfach aus einer „homogenen oder leicht körnigen Masse“, während meinen Beobachtungen zu Folge gedachte Nervenfasern von einem fibrillären Axenstrang durchzogen sind, der bald das Wesen eines feinen Wabenwerkes an sich hat, dann auch wieder die Form von Pünktchen und Strichelchen. Die Körnchen, genau besehen, seien nicht rein rundlich, sondern haben eine eckig ausgezogene Form und man vermöge sich zu überzeugen, dass die Körnchen Knotenpunkte seien eines sehr feinen Maschennetzes. Ein Anderer<sup>2</sup> meldet und zeichnet, dass der Axentheil der „kleineren Colossal-fasern“ eine sternförmige Anordnung auf dem Querschnitt besitzt und dieselbe beruhe auf Schrumpfung. Rufe ich mir zurück, was sich an Nervenröhren von *Salmo* bietet, so darf die sternförmige Figur auf einen ver-

<sup>1</sup> Einiges zum Bau der Netzhaut des Auges. *Zool. Jahrb.* Bd. VII. Taf. 18. Fig. 7. — Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. *Ebenda.* Bd. VIII. S. 131. Taf. 7. Fig. 50, b.

<sup>2</sup> Haller, *Zur Textur des Centralnervensystems höherer Wirbelthiere.* 1889. Aus der Aeusserung, es sei nicht zu verkennen, dass ich „der Wahrheit ziemlich nahe stand“, sollte man folgern, dass der Verfasser im Stande gewesen über meine Mittheilungen hinauszukommen und sie zu verbessern. Vergeblich sehe ich mich aber nach solchen Erfolgen um. Der Autor unterscheidet in der Substanz der Riesenfasern, die er übrigens gleich mir für nervöse Bildungen nimmt, „eine feine Filarmasse“ und eine „homogene Grundmasse“; der homogene Theil sei „Aequivalent des Kupffer'schen Paraplasma“ und die „Filarmasse“ sei gleichzustellen mit dem, was Flemming bei der Zelle mit diesen Namen bezeichnet. Nun hat doch der Histologe in Kiel wieder-

dicten Spongioplasmastrang gedeutet und die Auszackungen zum Waben-netz in nähere Beziehung gesetzt werden.

Noch möchte ich, da es meine Auffassung über das Spongioplasma stützt, auch hier wiederholen, dass die derberen Plättchen, welche vom Rande der Umhüllung in's Innere der Riesenfasern abgehen, mit dem Spongioplasma zusammen zu hängen scheinen.<sup>1</sup> Man erblickt diese von der Wand hervordringenden derberen Plättchen auch auf den Zeichnungen bei Friedländer, sowohl an den grösseren als auch den kleineren Nervenröhren. Und wenn in den Präparaten anderer Autoren nichts Derartiges zugegen war, so könnte es sich damit verhalten, wie ich es bezüglich der Nerven der Arthropoden zu berichten fand.<sup>2</sup> Dort nämlich kann das einspringende Balkenwesen im Verlauf einer Nervenfasers so weit auseinander stehen, dass man auf ganze Strecken hin sich vergeblich danach umsieht, während dann plötzlich eine Stelle kommt, welche das fächerige Wesen an sich hat.

Einen wirklichen Fortschritt zur Kenntniss der Anordnung des Spongioplasma und des räumlichen Verhaltens zum Hyaloplasma, drückt die Figur aus, welche Nansen ein Jahr nach mir zu geben im Stande war.<sup>3</sup> Hier zeigt sich deutlich, dass das Spongioplasma durch die bestimmte Art des Verlaufes canalartige Lücken begrenzt, die mit Hyaloplasma gefüllt das darstellen, was der Autor „Primitive tubes“ benennt. Aus den weiteren Abbildungen ist zu entnehmen, dass die „Primitive tubes“ entweder von gleichmässigem Caliber sind, in welchem Fall sich dann kein Axenstrang abhebt oder sie werden in der Mitte des Nerven enger und drängen sich zusammen, wodurch jetzt ein Axenstrang zu Stande kommt. So in der von mir gegebenen Figur, auch in jener, welche sich bei Friedländer findet.<sup>4</sup> Der eben genannte Verfasser sagt zwar dort, dass es ihm nicht gelungen sei, irgend eine Structur nachzuweisen; in der späteren Arbeit aber<sup>5</sup> erklärt er jedoch, dass er jetzt zur Ansicht neige, es liege eine Art Gerüstwerk vor, in welcher das Nervenmark enthalten sei.

<sup>1</sup> Die riesigen Nervenröhren im Bauchmark der Ringelwürmer. *Zool. Anz.* 1886.

<sup>2</sup> *Zelle und Gewebe.* S. 171.

<sup>3</sup> Nansen, *The structure and combination of the Histological Elements of the Central Nervous System.* 1887. Fig. 11. (*Lumbricus agricola.*)

<sup>4</sup> Friedländer, *Markhaltige Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen*

Es bleibt immer lehrreich, sich zu vergegenwärtigen, wie verschieden der Bau des Axencylinders von den Beobachtern aufgefasst wurde.

Beispielsweise erklärt Fleischl das besagte Gebilde für „eine Flüssigkeitssäule *sui generis*“; nach Kuhnt ist der Axencylinder „eine homogene, ziemlich elastische, bald freie, bald grob granulirte Masse, die sich nicht in Fibrillen zerspalten lässt“, etwaige Strichelchen seien nur Ausdruck von Schrumpfung. Arndt sieht in dem Axencylinder eine homogene Grundmasse mit eingelagerten Körnchenreihen, es existire nichts von Fibrillen, wenn Längsstreifung auftrete, so sei dies anzusehen als „ein Resultat von Bewegungen, sowie sich eben dadurch auch hin und wieder eine Querstreifung einstelle, der Axencylinder sei als ein contractiles Gebilde zu betrachten“.

In Rücksicht auf das, wozu mich die eigenen Untersuchungen geführt haben, verdient eine Arbeit von Unger hervorgehoben zu werden, mit der ich erst später bekannt geworden bin.<sup>1</sup> Mit Interesse sehe ich, wie der Autor zu Aussprüchen kommt, welche mit dem, was ich vorzubringen hatte, sich vereinigen lassen. Das Netzwerk z. B. der weissen und grauen Substanz erklärt er für „nicht nervös“; er vermuthet, dass der Axencylinder sich aus einem Bestandtheil des Netzes der Ganglienzellen entwickelt; ferner der fertige Axencylinder habe seitliche Ausläufer, die Antheil zum Netze haben; auch bringt er bereits das Netzwesen des Nervengewebes mit dem Netzwesen des Zellenleibes in Beziehung. Zu der Angabe in einer folgenden Abhandlung,<sup>2</sup> dass im Laufe eines Entzündungsprocesses die Axencylinder aufschwellen, Kerne erzeugen, und so zu kernhaltigen, fein granulirten Strängen umgewandelt werden, darf ich wohl die Bemerkung fügen, dass die Kerne dem Netz oder Strang des Spongionplasma angehören werden. Auch Arndt<sup>3</sup> beschreibt „kerntragende“ Axencylinder, was ich in gleichem Sinne deuten möchte.

---

### Hyaloplasma.

Für die folgende Erörterung gestatte ich mir abermals mit dem Rückblick auf die eigenen Wahrnehmungen zu beginnen.

---

Im Zellkörper unterschied ich <sup>1</sup> eine Substantia opaca von schwammigem Wesen und zweitens eine Substantia hyalina, welche in den Räumen des Schwammwerkes sich befinde. Die letztere erschien in der Art eines weichen, hellen, halbflüssigen Zwischenstoffes.

Weiterhin war zu melden, dass auch in den Nervenfasern gewisser Wirbellosen das Hyaloplasma wie eine fast flüssige Materie erscheine. Die Nerven nähmen sich dort im lebenden Zustande thatsächlich so aus, wie Röhren, welche mit hellem Inhalt gefüllt sind und, was ich besonders hervorhob, das röhrlige Wesen werde auch dadurch angedeutet, dass vom Rande her eine Spur jenes röthlichen Schimmers sichtbar sei, der z. B. an den contractilen Blasen der Infusorien sich bemerkbar macht.<sup>2</sup> Auf diesen entschieden röhrligen Charakter der Nervenfasern ausdrücklich hinzuweisen, habe ich zuletzt an *Argulus foliaceus* noch einmal Gelegenheit genommen.<sup>3</sup>

Ferner war ich im Stande bereits dazumal bestimmt auszusprechen, dass das Hyaloplasma auch der Nerven der Wirbellosen eine festere Beschaffenheit annehmen könne; es erzeuge sich so von der Rinde her eine „Markschicht“ und es entstehe damit „grosse Aehnlichkeit mit den dunkelrandigen Elementen der Wirbelthiere“. Bei Abfassung des Lehrbuches der Histologie, 1857, war ich allerdings noch nicht zu dieser Erkenntniss gelangt und glaubte dort anführen zu können, dass „bei keinem Wirbellosen dunkelrandige, das ist mit Markscheide versehene Primitivfasern angetroffen werden“, sie entsprächen alle nur den blassrandigen oder sympathischen Nervenfasern der Wirbelthiere. Allein sieben Jahre danach nöthigten mich fortgesetzte Studien zu der Auffassung, dass der schwach glänzende Saum der Nervenfasern von Krebsen und Insecten als „das Analogon der fettreichen Markscheide“ zu betrachten sei. Diese meine letzteren Angaben sind von Anderen, welche in jüngster Zeit zu gleichem Ergebniss gekommen sind, übersehen worden.

Man verdankt Friedländer, der unterdessen über den Inhalt der Nervenröhren sorgfältige Forschungen angestellt hat,<sup>4</sup> den Hinweis, dass „das Nervenmark nicht nur kein chemisch definirter Stoff ist, sondern sogar in gradweise abgestuften Qualitäten vorkommt“. Ich meine, dies sei geeignet, manche Abänderungen verständlicher zu machen, so z. B.

<sup>1</sup> Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. 1883.

<sup>2</sup> Z. B. in *Quart. J. Microsc. Sci.* 1885, S. 171.



wie ich bei Insecten die Nervenfasern längst schon in verschiedene Gruppen einzutheilen vermochte.<sup>1</sup>

Die Erfahrung, dass die Nervensubstanz verschiedene Grade der Abstufung und Sonderung durchlaufen könne, lässt die Frage aufwerfen, ob nicht vielleicht in gewissen Verschiedenheiten ihrer chemischen Natur der Grund liegt, warum dieselbe nicht überall gegen Reagentien und Färbemittel sich in gleicher Weise verhält. Man darf hierbei z. B. an die Punktsubstanz der Wirbellosen und die entsprechende graue Substanz der Wirbeltiere denken, allwo das Hyaloplasma bei der Chrom-Silbermethode sich nicht schwärzt, überhaupt „schwer färbbar“ ist. Manches deutet auch darauf hin, dass in gewissen peripherischen Endausbreitungen ein ähnlicher Charakter der nervösen Substanz wiederkehren möge. Sollte nicht die viel berufene „Launenhaftigkeit“ der gedachten Methode darin den Grund haben?

Wenn ich seiner Zeit dem Hyaloplasma die Bezeichnung: „homogene Substanz“ beilegte, so geschah dies vergleichsweise und im Gegensatz zum Spongionplasma. Ich sage deutlich: „der Zwischenstoff erscheine von gleichartiger Natur nach Massgabe unserer Hilfsmittel; es lasse sich sogar da und dort erkennen, „dass er abermals von einem feinen Netzwesen durchzogen ist“. Auch Rohde weist ausdrücklich auf die Anwesenheit eines fein fibrillären Netzes im Hyaloplasma hin und Bütschli, ein überaus scharfsichtiger Beobachter, spricht aus, dass es überhaupt kein ganz homogenes Plasma gebe, doch könne „schaumiges“ Plasma in anscheinend ganz homogenes übergehen. Nach Allem kommt man zu der Ansicht, dass es von der Leistungsfähigkeit der Mikroskope und der Behandlungsart des Objectes abhängt, zu welchem Ergebniss der Beobachter gelangt.

Die Frage nach der Natur des Hyaloplasma kann es rechtfertigen, wenn jetzt, nachdem oben vom Spongionplasma der riesigen Nervenfasern bereits die Rede war, nunmehr auch auf ihr Hyaloplasma zurückgegriffen wird.

Alle Beobachter, welche in letzterer Zeit die Riesenfasern zum Gegenstand ihrer Untersuchungen machten, stimmen darin überein, dass dieselben in der That markhaltige Nervenfasern seien. Die Bezeichnung „Neurochorde“ wurde eingeführt von Autoren, „die gerne auch bei Anneliden so etwas wie eine Chorda dorsalis zu besitzen wünschten“. Rohde,<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Bau des thierischen Körpers.* S. 224.

<sup>2</sup> Rohde, a. a. O.

Friedländer,<sup>1</sup> Cerfontaine<sup>2</sup> wiesen die Zellen nach, aus denen beim Regenwurm die Riesenfasern entstehen: sie liegen im letzten Segment und auch im vorderen Ende. Und während ich seiner Zeit ausser der Gabelung der mittleren Faser keine weiteren Verzweigungen sah, zeigte Friedländer Seitenäste auf, welche sich wieder gabelten, ebenso erkannte Cerfontaine zahlreiche Verzweigungen, die sich mit anderen Elementen der Bauchkette in Beziehung setzen.

Da nimmt es sich doch etwas seltsam aus, wenn man von anderer Seite behaupten will, dass solche „Ramificationen“ gar nicht existiren, und die Riesenfasern überhaupt keine Nervenfasern seien, aus dem Grunde nicht, weil sie bei Anwendung der Chromsilbermethode sich nicht schwärzen. Einem solchen Einwurf könnte man doch nur 'Gewicht beilegen, wenn die genannte Methode den Werth einer ausschliesslichen Reaction auf nervöse Substanz hätte. Man weiss aber, dass auch nicht nervöse Bildungen dadurch sich schwärzen und hinwiederum wirklich nervöse Elemente sich nicht schwärzen, worüber man Friedländer's Erörterungen vergleichen möge.<sup>3</sup> „Manche Autoren haben eine Art von blindem Vertrauen der Methode entgegen gebracht“, während sie doch „die Quelle von allerhand Irrthümern werden kann“, ja sie habe zur Wiederverschüttung histologischer Entdeckungen geführt, die bereits in der Mitte des Jahrhunderts gemacht worden sind.

Zu den Beispielen, welche mir in der Litteratur begegnen und zeigen, dass sonst nicht als nervöse Bildungen betrachtete Theile, bei Anwendung der Chrom-Silbermethode, sich schwärzen können, gehört die Zeichnung bei F. E. Schulze über freie Nervenenden in der Epidermis der Knochenfische. Dort sieht man die Becherzellen in gleicher Weise wie die Nervenenden geschwärzt. Dasselbe Verhalten erblickt man auf den Abbildungen in der offenbar ebenfalls sehr sorgfältigen Arbeit von Fanny Langdon;<sup>4</sup> ganz Aehnliches bietet sich uns dar auf den Tafeln von Strong,<sup>5</sup> wo ausser den Nervenausbreitungen epitheliale Zellenmassen in ganzen Zügen

<sup>1</sup> B. Friedländer, a. a. O.; vergl. auch Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. *Dies Archiv*. 1894. — Ueber Regeneration herausgeschnittener Theile des Centralnervensystems von Regenwürmern. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1895.

<sup>2</sup> Cerfontaine, Contr. à l'étude du système nerveux central de Lombric ter-

geschwärzt erscheinen, selbst die secretähnliche Materie über den Becherorganen.

Friedländer bemerkt, dass wenn solche Riesenfasern, wie sie beim Regenwurm im Bauchmark sich finden, im Rückenmark eines Wirbelthieres zur Beobachtung kämen, man sie wohl niemals verkannt hätte, sie würden höchstens als Fasern von ungewöhnlicher Dimension beschrieben worden sein. Hierzu darf wohl in Erinnerung gebracht werden, dass ich längst schon auf die Anwesenheit von entsprechenden Nervenfasern bei anderen Wirbellosen hingewiesen habe, zuletzt auf die sehr breiten Nervenfasern im Taststachel von *Argulus*. Zugleich habe ich auch Befunde von Anderen, z. B. jene von Ussow, über riesige Nervenfasern im Rückenmark von Fischen schon früher damit in Verbindung gebracht.

Von einem allgemeinen Gesichtspunkt aus, und in Hinblick auf die Sonderung der eiweisstoffigen Nervensubstanz überhaupt, gestatte ich mir auch an dieser Stelle den Eindruck zu wiederholen, welchen ich bezüglich der Aehnlichkeit im Aussehen und Lichtbrechung der Nervensubstanz mit der Natur der Keimflecke von diesem und jenem Thier erhalten habe.<sup>1</sup>

Es war zu berichten, dass es Keimflecke giebt von blassem, eiweisartigem Wesen, an denen sich optisch eine Zusammensetzung aus einer doppelten Substanz erkennen lässt; das Innere des Keimfleckes wird eingenommen von einem matt aussehenden, das Licht schwach brechenden Stoff, während die Rindenlage eine Materie von glänzendem, das Licht stark brechendem Charakter ist. Ein derartig beschaffener Keimfleck zeige unverkennbare Verwandtschaft zum Durchschnitt einer Nervenfasers.

Durch dieses Verhalten werde man, wie ich nicht unterlassen konnte beizufügen, eigenthümlich berührt, wenn wir in den Schriften der Naturphilosophen dem Gedanken begegnen, der Urstoff der thierischen Masse sei Nervenmasse, aus der sich erst das Uebrige hervorbilde.

## Das Hyaloplasma als eigentliches Substrat der Nervensubstanz.

Schon der Ausgangspunkt meiner Ansicht, wonach in dem Zellkörper das Hyaloplasma in seiner physiologischen Bedeutung dem Spongioplasma voranzustellen sei, hat, wie bereits mehrmals erwähnt, einstweilen wenig Anerkennung gefunden. wobei ich mich freilich des Eindruckes kaum er-

Wenn beispielsweise eine Autorität wie Waldeyer<sup>1</sup> sich dahin äussert, dass mit unseren jetzigen Hilfsmitteln sich nicht entscheiden lasse, welchem Structurelement der Zelle ein Vorzug zukomme zur Erklärung biologischer Eigenschaften, so lässt sich dieser Ausspruch doch kaum als Widerlegung ansehen; es bedünkt mich vielmehr, dass meine Schlussfolgerungen so lange für zulässig gelten dürfen, als nicht gezeigt werden kann, dass die Befunde, auf die ich mich beziehe, unrichtig sind.

Ein anderer bedeutender Forscher, His,<sup>2</sup> dessen Urtheil ebenfalls sehr in's Gewicht fallen müsste, scheint fast eine gewisse Scheu zu empfinden, Stellung in der beregten Frage zu nehmen, indem er sich begnügt zu sagen: „Das Richtige wird wohl sein, dass jede der beiden Substanzen (Spongioplasma und Hyaloplasma) ihre besondere Rolle zu erfüllen hat.“

Hingegen erklärt sich Schaefer<sup>3</sup> in gleicher Richtung wie ich dahin, dass er das Hyaloplasma für den physiologisch bedeutsameren Theil der Zelle ansieht.

Ebenso meine ich mich erinnern zu können, dass Griesbach zu Folge von Studien an der lebenden Zelle, meiner Annahme zustimmt, ohne dass ich im Augenblicke den Ort, wo dies geschieht, zu bezeichnen im Stande wäre.

---

Es sei doch ganz besonders an eine Thatsache erinnert, welche nach Wahrnehmungen von mir und Anderen für sicher gelten darf und in der obschwebenden Frage nicht wenig in die Wagschaale fällt: Die Erscheinung nämlich, dass Zellleib und Kern für unser Auge zuerst von rein homogener Natur sein kann, und sonach unzweifelhaft das Auftreten des Spongioplasma innerhalb der homogenen Substanz einem nachfolgenden Stadium angehört. Müssen wir da nicht, gegenüber einer solchen Erfahrung, von vorne herein uns gestimmt fühlen zu der Vorstellung, dass die weiche, homogene Materie das erst Lebendige sei und das festere Maschenwerk der ersteren in biologischer Bedeutung nachsteht?

Indem ich die Auffassung, welche ich mir über die den Zellkörper zusammensetzenden Theile gebildet, auf die Elemente der Nervenröhre glaubte übertragen zu dürfen, so wussten sich nur wenige Fachgenossen mit dieser Betrachtungsweise zu befreunden; vielmehr hatte ich zu hören,

---

<sup>1</sup> Waldeyer, *Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle*. 1895.

<sup>2</sup> His, *Dies Archiv. Anat. Abthlg.* 1897.

<sup>3</sup> Schaefer in Quain's *Elements of Anatomy*. London 1891. (Mir nicht zur Hand.)

dass meine Ansicht „sonderbar“ sei,<sup>1</sup> ja sie wird geradezu für „absurd“ erklärt<sup>2</sup> und sei jedenfalls „vollständig werthlos“. Ferner folgt die Belehrung, dass meine Gesamtauffassung „jener prachtvollen Errungenschaft unserer Zeit, der Zellenlehre, entgegen stehe“. Meine „Hyaloplasmatheorie“ entspreche gar nicht einer im Sinne moderner Biologie fortschreitenden Zellenlehre, sie bringe Nachtheil für die Deutung physiologischer Thatsachen und auch für eine rationelle Zellenlehre.

Diese letzteren Auslassungen, meine ich, kann man einfach auf sich beruhen lassen.

Dagegen möchte es angezeigt sein, noch einmal auf den Punkt zurückzukehren, den einer der Vorgenannten mit den Worten zusammenfasst: „Die Fibrillentheorie muss vertheidigt werden, Max Schultze muss Recht behalten.“ Es hat nämlich Physiologe Pflüger,<sup>3</sup> wohl auch angeregt durch meine Arbeiten, was er freilich nicht sagt, eine solche „Vertheidigung“ übernommen, und ohne auf eigene Beobachtungen sich berufen zu können, den von mir aufgestellten Satz ebenfalls abzuweisen gesucht.

Die „Bündel feinsten Fäserchen“ im Nervengewebe seien es, welche die spezifische Lebensleistung bedingten. Doch ist bei diesem Ausspruch die Sicherheit unseres Physiologen keine ganz vollkommene, denn er gesteht wieder zu: „man könnte das Bedenken haben, dass vielleicht trotz allem die Flüssigkeit das Reizbare sei und nicht das Fäserchen“. Indessen bleibt er dabei, dass die Fibrillen und nicht das Hyaloplasma die reizbare Substanz sei, aus folgenden drei Gründen:

Erstens ein Nerv werde durch den elektrischen Strom nicht erregt, wenn er ihn quer durchfließt. Der Werth dieses „starken Grundes“ will mir zwar nicht ganz einleuchten, doch muss ich mich hierin bescheiden, da die Angabe ausserhalb des Kreises meiner Studien liegt.

Zweitens sprächen psychische Prozesse für die Fibrillen als Träger der Reizung: die Fixation der Erinnerungsbilder könne man sich nur in fester Materie vorstellen, nicht in flüssiger. Dem liesse sich entgegenhalten, dass die in Betracht kommende homogene Zwischenmaterie kein rein „Flüssiges“ ist, sondern festweiches Plasma und überdies bin ich der Meinung, man

<sup>1</sup> So drückt sich z. B. Apathy aus in: Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformirt werden? *Biol. Centralblatt*. 1890.

<sup>2</sup> Ein von Haller gefälltes Urtheil in: *Zur Textur des Centralnervensystems höherer Würmer*. 1889. Rohde, dem der Autor in gleich dunkelhafter Weise ent-

könnte sich immer noch eher in solchem Plasma bleibende Spuren einer Sinneserregung denken, als an „Fäserchen“, vorausgesetzt freilich, dass man überhaupt dem Glauben sich hingiebt, es sei möglich die Vorgänge des Seelenlebens zu begreifen.

Endlich ein dritter Anhalt für die Entscheidung gegenwärtiger Frage läge darin, dass die den Axenoylinder des Nerven bildenden Fäserchen in die Fibrillen der Nervenzelle übergingen. Das letztere morphologische Verhalten ist auch zu Folge meiner Erfahrung eine unbestreitbare Thatsache, aber sie dient mir in Verknüpfung mit dem hinsichtlich der Zellstructur Erkannten gerade zur Bekräftigung der Ansicht, dass die Fäserchen nur den Rang eines Gerüstwerkes besitzen und nicht das Reizbare in erster Linie sein können.

Nicht übergehen darf ich, dass Flemming, der ebenfalls den Uebergang der „Fibrillen“ in den Protoplasmakörper der Nervenzellen verfolgen konnte, im Augenblicke die Ansicht zu theilen scheint, dass die Fibrillen die eigentlichen reizleitenden Theile seien. Es ist mir nicht wahrscheinlich, dass der genannte gründliche Histologe auf bezeichnetem Standpunkt wird stehen bleiben.

Wie ich bereits anderwärts<sup>1</sup> mit Genugthuung erwähnen durfte, war es zuerst Nansen, welcher meine Auffassung theilt,<sup>2</sup> und dabei sein Befremden ausdrückt, dass sie nicht viel Anklang gefunden und es sogar scheine „als ob spätere Verfasser sie ignoriren wollen“. Mag Letzteres, aus welchem Grunde wie immer geschehen, so ist es gleichgültig: haben sich doch bereits zwei andere Forscher, auf dem Boden der heutigen Untersuchungsweise, auf meine Seite gestellt.

Man wird es immer als etwas Erfreuliches ansehen müssen, wenn ein früherer Gegner, dessen Competenz nicht in Zweifel zu ziehen ist, sich später zu uns bekehrt. Und so verdient es gewiss alle Beachtung, dass Rohde, der früher in der Arbeit über das Nervensystem der Chätopoden<sup>3</sup> bezüglich meiner „höchst merkwürdigen Ansicht“ etwas betroffen war, nachdem er die Studien auch über die Hirudineen<sup>4</sup> ausgedehnt hatte, Anhänger meiner Auffassung wurde. In der ersten dahin zielenden Mittheilung, welche schon überzeugende Querschnitte von Nerven und Ganglien bringt, erklärt er,

<sup>1</sup> Leydig, Altes und Neues über Zellen und Gewebe. *Zool. Anz.* 1888.

dass „das eigentlich Nervöse eine homogene schwer färbare Substanz“ sei, das was ich „Hyaloplasma“ nannte und die vermeintlichen „Nervenfibrillen“ seien ein „Stützgewebe“. In der bald darauf anschliessenden Abhandlung,<sup>1</sup> begleitet von höchst sorgfältig gezeichneten und in's Einzelste gehenden Abbildungen, wird dies in ausführlicher Weise dargelegt.

Ebenso verfolgt man mit freudigem Antheil den Weg, auf dem Friedländer dazu gelangte, eine festere Ansicht über die Frage, welcher Theil im Nervengewebe in erster Linie der reizleitende sei, sich zu bilden. Der Genannte ging aus von dem Studium über die Natur der „Neuralcanäle“ der Anneliden,<sup>2</sup> wobei er zu dem Ergebniss kommt, dass die Frage zu Gunsten von mir und Jenen, welche mir zustimmen, entschieden werden müsse. Alsdann nahm er eine grössere Untersuchung über den Bau der Nervenfasern bei Krebsen und Anneliden vor,<sup>3</sup> setzte die Nachforschungen weiter fort,<sup>4</sup> in durchaus strenger und kritischer Weise, und sieht sich so veranlasst endlich bezüglich des Cardinalpunktes der Auffassung von mir, Nansen und Rohde beizupflichten.<sup>5</sup>

Voranstehendes kann lehren, dass es gründliche Untersucher giebt, welche die gleichen Eindrücke erhalten haben wie ich, weshalb man die Hoffnung nähren darf, dass die bestrittene Ansicht sich Bahn brechen und wenn auch langsam, doch zuletzt als zutreffend anerkannt werden mag. Und um letzteres Ziel zu erreichen, sollen die Gründe für meine Deutung noch einmal zusammengefasst werden.

---

Membran der Ganglienzelle. Es lässt sich darthun, dass im Falle eine schärfere Abgrenzung des Zellkörpers nach aussen sich bildet, dies durch eine Verdichtung, man könnte sagen Verflechtung des Spongioplasma geschieht, wodurch eine Art von Zellmembran entstehen kann.

---

<sup>1</sup> E. Rohde, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirndineen. *Zoologische Beiträge*. Bd. III. Von gleicher eindringender Schärfe sind auch die Schriften desselben Verfassers über Ganglienzellen und Neuroglia. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XLII, sowie über Muskel und Nerv der Nematoden, in *Sitzungsber. der Akademie der Wiss.* Berlin, 1892.

<sup>2</sup> B. Friedländer, Beiträge zur Kenntniss des Centralnervensystems von Lumbricus. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1888.

<sup>3</sup> Derselbe, Ueber die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden. *Mittheilungen aus der zool. Station zu Neapel*. 1889.

<sup>4</sup> Derselbe, Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges der Regenwürmer. *Zeitschrift für wiss. Zoologie*. 1894.

<sup>5</sup> Derselbe, Ueber Regeneration herausgeschnittener Theile des Centralnervensystems von Regenwürmern. *Ebenda*. 1895.

In Erwägung dieses Verhältnisses wird man zugeben müssen, dass insofern doch der Membran oder Hülle ein untergeordneter Charakter in der Zusammensetzung der Zelle zukommt und weiterhin die Substanz des Spongionplasma eine Fortsetzung dieser verdichteten Rinde des Zellkörpers ist, auch das Spongionplasma nur als Gerüste eines in den Räumen der Waben enthaltenen Stoffes angesehen werden darf.

Neurilemmischeide der Ganglienkugel und der Nervenfasern. Längst wurde von mir<sup>1</sup> gezeigt, dass die Kerne an den peripherischen Ganglienkugeln nicht in der Substanz der Hülle, sondern alle Zeit an deren innerer Seite liegen und dabei einer Matrixlage angehören, die freilich so gering sein kann, dass man sie lange ganz übersehen hat und nur die Kerne bemerkt wurden. Von dieser Matrixlage wird die homogene Grenzhaute — Cuticula — abgeschieden.<sup>2</sup> Hat sich der Ganglienkörper etwas abgelöst, so spannen sich zwischen dem Spongionplasma der Matrixzelle und dem Schwammwerk der Ganglienzelle verbindende Faden aus.<sup>3</sup>

Auch bezüglich der Nervenfasern habe ich schon vor Jahren darauf hingewiesen, dass deren Kerne einwärts liegen „als Reste der Matrixzellen“, welche die homogene Scheide der Nervenfasern nach Art einer Cuticularbildung erzeugen und später zuerst erkannt, dass von diesen einschneidenden Zellen ein Maschenwerk in's Innere der Nervenröhre abgeht, in gewissen Fällen sich zu einem Axenstrang verdichtend. Solchem Verhalten gegenüber bleibt auch hier nichts übrig als die Annahme, dass die in den Räumen des Fachwesens enthaltene Substanz das eigentlich nervöse Plasma sein müsse.

Es will mir scheinen, dass an den Ranvier'schen Einschnürungen die als „Nervenstrecke“ bezeichnete Zelle dem Bezirke einer Matrixzelle sammt Scheide, wie ich<sup>4</sup> sie von Ganglienkugeln dargestellt habe, verglichen werden können.

Punktsubstanz. Diese Partie der Nervencentren wirbelloser Thiere, eigentlich ein Netz- und Flechtwerk feinsten Fäserchen, habe ich nicht bloss zuerst angezeigt, sondern auch bereits seit dem Jahre 1857 der grauen Masse in den Nervencentren der Wirbelthiere angeschlossen; es kann nur auf Unkenntniss beruhen, wenn jetzt von gewisser Seite diese Zusammen-

<sup>1</sup> *Bau des thierischen Körpers.* S. 87.



reihung Andere zugeschrieben werden will.<sup>1</sup> Auch mag in Erinnerung gebracht sein, dass ich der Punktsubstanz, wegen ihrer Lage im Gehirn und den Ganglien bei Wirbellosen, ausserdem die Bezeichnung „Centralsubstanz“ beigelegt hatte,<sup>2</sup> welchen Namen unterdessen Andere dem früheren vorziehen. Insofern das Schwammwerk zu Stande kommt durch fortgesetzte Theilung und netzige Auflösung der Fortsätze der Ganglienkugeln, genauer gesagt, ihres Spongioplasma, gilt mir die helle, homogene Ausfüllungsmasse des Wabengerüstes als die eigentliche Nervensubstanz.

Schon wiederholt hat man die innere Molecularschicht der Retina mit der grauen Substanz des Gehirns verglichen. Sie stellt, sagt z. B. Schwalbe, geradezu ein Stückchen Gehirn vor mit Eigenempfindung, welche Auffassung ich ebenfalls zu bekräftigen suchte.<sup>3</sup>

Von besonderem Belang für unsere Frage ist die Art und Weise wie die Nerven aus der grauen Substanz der Wirbelthiere entspringen und ich glaube im Stande gewesen zu sein, dies an verschiedenen Stellen aufzuzeigen.<sup>4</sup> „Die Bälkchen des Schwammwesens ordnen sich gewissermassen zu Strassenlinien: sie formen dadurch Reihen und Gänge und in letztere hinein erstreckt sich das Hyaloplasma. Also die feinen netzig verbundenen Hohlgänge der grauen Substanz sind die Anfänge der Nervenröhren.“

Diese, wie ich dafür halte, ausschlaggebenden Wahrnehmungen bestätigten sich mir, als ich ferner die Nerven der Zirbel und des Scheitel- auges kennen lernte, dabei deren feineren Bau und ihren Ursprung aus dem Gehirn sorgsam in's Auge fassend.<sup>5</sup> Die Nerven beider Organe haben die Beschaffenheit der Riechnerven, indem sie aus einem Fasergerüst mit eingeschlossenem Hyaloplasma bestehen. Das erstere, was man nach der herkömmlichen Auffassung die „Fibrillen“ nennen würde, weist sich als Fortsetzung des netzigen Spongioplasma eines Hirntheiles aus, während abermals unverkennbar das Hyaloplasma zum Gehalt der Röhren, demnach zur eigentlichen Nervensubstanz wird. Mit dem Uebergang des netzigen Balkenwesens in Längsfaserzüge nehmen auch die Kerne des Gerüstes eine längliche Form an.

Lässt sich angesichts derartiger Structurverhältnisse in Abrede bringen, dass das Eingeschlossene oder Hyaloplasma der eigentlich reizleitende Theil des Nervengewebes sein müsse?

<sup>1</sup> So in der aus dem Laboratorium in Pavia erschienenen Arbeit: *Ricerche microscopiche sul sistema nervoso degli insetti*. 1892.

<sup>2</sup> Zum Beispiel: *Bau des thierischen Körpers*. S. 229.

<sup>3</sup> Einiges zum Bau der Netzhaut des Auges. *Zool. Jahrb.* Bd. VII.

<sup>4</sup> Vergl. hierzu Taf. VI, Figg. 121 u. 122 in: *Zelle und Gewebe*.

Zu solcher Frage fühle ich mich auch gedrungen, wenn ich in die Schrift von Montgomery,<sup>1</sup> mit der ich im Augenblicke bekannt werde, blicke, da der Autor in dem wesentlichen Punkte mir nicht zustimmt, während seine Angaben und Abbildungen doch an das von mir anderwärts Beobachtete sich anschliessen. Durchgeht man nämlich die zweifellos auf sorgfältiger Untersuchung ruhenden Abbildungen, so muss man meines Erachtens sich ohne Rückhalt zu der Schlussfolgerung bequemen, dass die feineren morphologischen Verhältnisse der Ganglienzelle und der Nerven-faser hier in den wesentlichen Zügen nicht anders sind, als diejenigen, welche ich bei verschiedener Gelegenheit dargestellt habe. Die Figuren zeigen auf, und zwar in bestimmtester Weise, einmal, dass die von der Ganglienzelle abgehende Nervenröhre mit einer homogenen Substanz erfüllt ist; zweitens, dass diese Substanz als eine Fortsetzung des Hyaloplasma der Nervenzelle sich kundgibt. In einigen der Figuren geht eine kurze Strecke weit das Spongionplasma in die helle Inhaltsmasse der Nervenröhre herein, was abermals genau wieder an jenes Verhalten sich reiht, alwo das Netzwerk der Ganglienzelle in Form von „Fibrillen“ in die Nervenröhre hineinzieht.

An dieser Stelle möge einer mir zu Theil gewordenen „Berichtigung“ bezüglich des Ursprunges der Nervenröhren aus den Nervencentren gedacht werden, über die man sich doch eigentlich wundern darf.

Gestützt auf Untersuchungen an höheren und niederen Thieren konnte ich aussprechen, dass die Nervenröhren in doppelter Weise ihren Anfang aus den Centraltheilen nehmen.

Einmal gebe es Nervenfasern, deren Wurzel der Fortsatz einer Ganglienkugel sei.

Zweitens: es entsprängen Nervenfasern aus der Punktsubstanz der Wirbellosen oder der grauen Substanz der Wirbelthiere.

Da lässt sich nun in einer Arbeit über das Nervensystem der Wasserassel Rosenstadt<sup>2</sup> folgendermassen vernehmen:

„Die Leydig'sche Ansicht, nach welcher die peripherischen Nerven nur aus der sogenannten Punktsubstanz austreten, ist einseitig. Es giebt ein doppeltes Verhalten: ein Theil der Nervenfasern entsteht aus der Punktsubstanz, ein anderer kommt unmittelbar aus den Ganglienzellen.“

Wie man sieht, sagt also der Tadler genau dasselbe, was ich bereits im Jahre 1864 als Ergebniss meiner Studien vorgebracht hatte.<sup>3</sup> Und im Fall dem Autor die späteren Besprechungen<sup>4</sup> sollten nicht zu Gesicht gekommen sein, so bezieht er sich

<sup>1</sup> Montgomery, Studies of the Elements of the central nervous System of the

doch auf die Schrift: „Vom Bau des thierischen Körpers“, allwo ausdrücklich steht: es sei Regel, dass aus der centralen Punktsubstanz die Anfänge der Nervenfasern sich hervorbilden, „aber es kämen auch in den Nervencentren der Wirbellosen einzelne, bestimmt gelagerte Ganglienkugeln vor, wo Fortsätze ohne Vermittlung von eingeschobener Punktsubstanz geradenweges als Nervenfasern weitergehen“. Die gleichen Schlussfolgerungen hat nach mir auch Nansen aus seinen Schlussfolgerungen gezogen.

Nebenbei bemerkt, so stimmen alle diese Angaben freilich nicht zu den „Entdeckungen“, welche der Chromsilbermethode nachgerühmt werden, sind aber zu Folge des von mir Ermittelten trotzdem aufrecht zu halten.

Huldigt man der Ansicht, dass das Hyaloplasma in seiner Bedeutung für die Vorgänge im Nervenleben höher steht als das Spongionplasma, so sieht man sich nothwendig vor die heikle Frage gerückt, ob denn eine homogene, flüssige Substanz „animirt oder belebt“ sein könne.

Aus den Erörterungen, welche diese im Laufe der Zeit schon mehrmals aufgetauchte Frage hervorgerufen hat, geht so viel hervor, dass man nicht umhin konnte, die Möglichkeit des Belebtheins einer flüssigen Substanz zuzugeben. Sehr bedeutsam, und das Richtige treffend, scheint mir eine Aeusserung Kant's zu sein. Als der Philosoph gegen die Schrift des Anatomen Sömmerring über das Organ der Seele polemisirte, erklärt er sich zwar dahin, das Wasser der Hirnhöhlen könne „nicht füglich als organisirt gedacht werden“, aber nach einigen Wendungen kommt er doch zu dem Ausspruch, das Wasser „werde continuirlich organisirt, ohne doch jemals organisirt zu sein“. Vom Standpunkt histologischer Kenntniss aus können wir, wie mir dünkt, sagen, das Wasser ist von da an „organisirt“ oder „animirt“, wo es mit der lebenden Substanz — dem Plasma — in innige Verbindung tritt; aber es wird sich immer unserer Einsicht entziehen, wo und wie dies geschieht, wo die Grenze zwischen beiden liegt.

Um der obschwebenden Frage, wenigstens in einem Punkte, doch vielleicht etwas näher zu treten, mag eine andere Bemerkung hier noch Platz finden.

Als ich durch Beobachtung und Nachdenken dazu gekommen war, in der Zwischenmaterie des Schwammnetzes sowohl der Centralsubstanz der Wirbellosen, als auch der grauen Masse der Wirbelthiere das *Primum agens* zu erblicken, liess sich zugleich die Thatsache nicht weglängnen, dass die Zwischensubstanz des Schwammwerkes bei Würdigung des Morphologischen mit jener Lymphflüssigkeit sich vermischen müsse, welche in dem, die Blutgefässe umschliessenden Lückensystem enthalten ist.<sup>1</sup> Damit aber, die Schlussfolgerungen fortspinnend, würde man genöthigt sein, dort sich zu

<sup>1</sup> *Zelle und Gewebe.* S. 185.

finden, wo seiner Zeit Sömmering stand, als er eben den Sitz der Seele in die Flüssigkeit der Hirnhöhlen verlegte, was schon dazumal starkes Kopfschütteln veranlasst hat. Man durchgeht jetzt noch mit Interesse, wie Göthe, die Anatomen Hildebrand und Metzger, der „philosophirende Aesthetiker“ Heinse über die Sache, Sömmering gegenüber, sich vernehmen liessen, Alle höchst vorsichtig und zurückhaltend, ja der Naturforscher Blumenbach und der Philosoph Jacobi, denen unser Anatom die Schrift ebenfalls zugeschickt hatte, um ihre Meinung zu hören, hüllten sich in Stillschweigen.

Man rufe sich zurück, dass die Hirnhöhlen es sein sollten, in deren Wänden die Ursprünge der Nervenfasern zusammen kämen, dort müsse also der Sitz des Sensorium commune sein, und da man nun unmöglich einen „starren, rigiden“ Theil als Organ des gemeinsamen Sensoriums sich denken könne, so müsse ein „vereinigendes Mittelding“, das heisst die Flüssigkeit der Hirnhöhlen, der Sitz des Sensorium commune sein. Später hat sich durch Versuche zwar gezeigt, dass, indem man die Flüssigkeit der Hirnhöhle künstlich durch Einstiche entleerte, allerdings eine gewisse „Depression in der vom Gehirn ausgehenden Nerventhätigkeit erfolgt“; allein darüber konnte kein Zweifel bestehen, dass die cerebro-spinale Flüssigkeit identisch sei mit dem Fluidum, welches die Lymphbahnen der Gehirns substanz enthalten.

Und in Erwägung hiervon kann ich es mir nicht versagen, etwas anscheinend recht abseits Liegendes an die Stelle zu rücken, da es mir einen weiteren Anhalt dafür zu geben scheint, dass die Flüssigkeit der Hirnhöhlen von physiologisch untergeordneter Bedeutung ist.

Die Beschäftigung mit dem Nervensystem niederer Thiere liess mich seiner Zeit, obschon den von Geoffroy St. Hilaire vorgetragenen Ideen von einem Zusammenhang der Arthropoden mit Wirbelthieren zugethan,<sup>1</sup> immerhin einräumen, dass „in solchen allgemeinen Fragen nie eine Eintracht sich bilden werde“, da diese wie alle ähnlichen Ideen immer nur bis zu einem gewissen Grad auf das Thatsächliche sich stützen können, wodurch man eben in die Lage kommt, gar Manches in geistiger Weise zu überbrücken.<sup>2</sup> Trotz alledem, meine ich, darf man bei der Auffassung bleiben, dass die Grundzüge in der Gliederung des Gehirns der Arthro-

<sup>1</sup> *Bau des thierischen Körpers*. 1864. — *Biol. Centralblatt*. 1890. S. 278.

<sup>2</sup> Im Jahre 1845 spricht sich z. B. der englische Naturforscher A. Sedgwick brieflich an L. Agassiz über obigen Gedanken vom Zusammenhang der Wirbelthiere mit Arthropoden sehr abfällig aus: „Mein Geschmack wird ebenso durch den schwülstigen und mystischen Bombast von Geoffroy beleidigt, als ich mich von seinem kalten und vernunftwidrigen Materialismus abgestossen fühle; ich verabscheue die Ansichten von Geoffroy und seiner dunkeln Schule, weil ich sie für unwahr halte.“

poden mit jener der Wirbelthiere übereinstimmen. Und ich möchte aus meinen späteren Erfahrungen auf die Befunde an den Stirnagen der Hexapoden und dem Scheitelauge der Wirbelthiere hinweisen, aus denen ebenfalls Stützen für die besagte Ansicht beizubringen wären.<sup>1</sup>

Was hat aber dies Alles, wird man vielleicht einwerfen, mit der Natur der Flüssigkeit in der Hirnhöhle zu thun?

Darauf wäre zu antworten, dass in den Mittheilungen Gaskell's, welcher ebenfalls der Geoffroy'schen Lehre zustimmt und den Vergleich zwischen Arthropoden und Wirbelthieren im Einzelnen, zum Theil in höchst kühner Weise, durchführt, Momente liegen, welche, wenn richtig, entschieden zeigen würden, dass der Flüssigkeit der Hirnhöhlen kein innigerer Bezug zu den Nervencentren zugesprochen werden kann, vielmehr dieses Fluidum sich zum Gehirn wie zu anderen Organen des Thierkörpers verhalte. Ich begnüge mich mit dem Hinweis auf die Schriften des englischen Autors.<sup>2</sup>

Zum eigentlichen Problem uns zurückwendend, möchte aber doch an dem Satze festzuhalten sein, dass ein wasserreiches Hyaloplasma in erster Linie Träger des Lebens ist. Aussprüche, wie z. B., es lasse sich der Gedächtnissinhalt nur an fester Materie denken, können kaum in's Gewicht fallen. Nach dieser Seite hin ist meine Meinung die gleiche, welche ich vor Jahren geäußert:<sup>3</sup> es wird sich nie ein Licht verbreiten über das Dunkel, wie Empfindung, Vorstellungen, Selbstbewusstsein entstehen. Es bleiben unlösbare Räthsel, mögen wir das Spongioplasma oder das Hyaloplasma für das physische Substrat solcher Lebensleistungen ansehen.

Und nur noch nebenbei sei schliesslich abermals daran erinnert, dass der Bau der niedersten, einfachst construirten Thiere uns darin bestärken müsse, die Lebensvorgänge in das „Flüssige“ zu verlegen.<sup>4</sup> Auch Friedländer<sup>5</sup> kann, ein Decennium später, nicht umhin, ebenfalls auf diesen Punkt hinzuweisen: es werde, erklärt er, bei den Protisten ja augenscheinlich, dass hier der Träger der Lebensfunctionen, speciell also auch der Reizleitung, nahezu flüssig sei.

<sup>1</sup> Parietalorgan der Amphibien und Reptilien. *Abhandlungen der Senckenberg'schen naturf. Gesellschaft*. 1890. — Zirbel- und Parietalorgan. *Ebenda*. 1896.

<sup>2</sup> Gaskell, *The Origin of Vertebrates. Proceedings of the Cambridge Philo-*

## Hyaloplasma und Spongionoplasma am peripherischen Ende der Nerven.

Es mag gestattet werden, auch hier zunächst einige geschichtliche Rückblicke vorangehen zu lassen.

Vor Jahren, als Eckhard und Ecker Mittheilungen gegeben hatten über Beziehungen des Nasenepithels zu den Enden der Geruchsnerven, musste ich auf Grund eigener Untersuchungen den Zusammenhang der Nervenfasern mit Epithelzellen in Abrede bringen und behaupten, es seien vielmehr „eigenthümliche, das Licht stark brechende Streifen“ vorhanden, welche „zwischen den Epithelzellen“ sich befänden und letztere liessen sich eher mit Nervenenden in Beziehung bringen.<sup>1</sup> Uebrigens hatte Eckhard bereits seine Angaben dahin ausgedehnt, dass er sagt, entweder seien die Epithelzellen oder die zwischen ihnen gelegenen stumpf endigenden Fasern die wahren Enden der Geruchsnerven.

Als dann hat bekanntlich M. Schultze<sup>2</sup> diese „Fasern oder besser Faserzellen“ eingehender untersucht und sie als die peripherischen Enden des Nervus olfactorius unter der Bezeichnung „Riechzellen“ hingestellt. Hierzu möchte ich nicht ganz unerwähnt lassen, dass meine Wahrnehmungen vor denen von M. Schultze gemacht und veröffentlicht worden sind, was der Genannte freilich in der geschichtlichen Einleitung zu sagen unterlässt, wohl aber im Verlaufe seiner Schrift nachträglich und ausdrücklich hervorhebt mit der Bemerkung, die Stelle sei nur „aus Versehen“ in der Einleitung weggeblieben.<sup>3</sup> Für alle Späteren war diese Notiz nicht vorhanden.

Die „Riechzellen“ wurden weiterhin von mehreren Histologen, namentlich auch von F. E. Schulze aus den Sinnesbechern der Fische und Amphibien der Nachprüfung unterworfen. Auch dem letztgenannten trefflichen Beobachter gelten sie als die eigentlichen Nervenendzellen. Und ebenso spricht eine neueste Arbeit über die Riechschleimhaut aus: „wir wissen nun mit Bestimmtheit, dass M. Schultze's alte Behauptung vom directen Zusammenhang der Riechzellen mit den Olfactoriusfasern richtig ist“.

Und doch vermag ich nicht mich völlig dieser Meinung anzuschliessen, da ich seitdem an den Geruchsgruben des Embryo von *Salmo*, dann am Jacobson'schen Organ des Embryo von *Tropidonotus* wahrgenommen habe, dass hier noch etwas im Spiel ist, welches genauerer Aufklärung wartet.

lichen Zellen andere ab, die entweder noch die Zellenform in der Weise an sich haben, dass sie an der Stelle, wo der Kern liegt, bauchig angeschwollen sind, oder sie besitzen schon das Ansehen von homogenen, zwischen den Epithelzellen aufsteigenden, lebhaft sich färbenden Streifen. Auf den Abbildungen, welche Holm über die Entwicklung des Geruchsorgans von *Salmo* gegeben hat, und für sehr naturgetreu erklärt werden müssen, treten ebenfalls die gemeinten Elemente vielfach hervor.<sup>1</sup> Die Umbildung der Zellen in glänzende Streifen vollzieht sich allmählich durch Verschmächigung des Zellkörpers oberhalb des Kerns. In den Figuren der zweiten Mittheilung Holm's,<sup>2</sup> die sonst ebenfalls den Eindruck grosser Genauigkeit macht, sind die Streifen kaum spurenweise sichtbar.

Schärfer noch fallen die intercellulären Fäden im Epithel des Jacobson'schen Organs aus jüngeren embryonalen Stadien von *Tropidonotus* in's Auge.<sup>3</sup> Wendet man hier die Aufmerksamkeit vom Pallisadenepithel, altwo wieder die glänzenden, stark sich färbenden Streifen senkrecht in die Höhe gehen, nach den tieferen Lagen des Epithels hin, so lässt sich unmöglich verkennen, dass auch dort die gleichen Elemente zugegen sind, aber von etwas anderer Gestalt: als zackige Körperchen von gleichem Glanz und gleich starker Färbung. Man findet weiter, dass die Ecken der Körperchen sich in Fortsätze ausziehen können und mittelst dieser untereinander in netzförmige Verbindung treten, endlich dass die zwischen den Pallisadenzellen in die Höhe strebenden Fäden in ihrer Natur solchen Fortsatzbildungen gleich sind.

Eben besagte zellige Elemente machten sich mir<sup>4</sup> auch im Integument der Knochenfische sehr auffällig, doch auch dort bin ich bezüglich ihrer näheren Kenntniss im Rückstande geblieben, indem nur so viel angegeben werden konnte, dass sie in die Gruppe der Körper gehören, welche man gemeinhin als „Wanderzellen“ bezeichnet. Doch konnte auf den bedeutamen Punkt hingewiesen werden, dass die Ausläufer an dem Netze sich theiligen, welches uns im Bereiche von Epithellagen begegnet, so namentlich auch an der Basis der Sinnesknospen der Haut, dann im Sinnesepithel des Ohrlabyrinthes.<sup>5</sup>

Um nunmehr auf die unseren Antheil vor Allem erregende Frage zu-

<sup>1</sup> Holm, The Development of the Olfactory Organ in the Teleostei. *Morphol. Jahrb.* 1894. Bd. XXI.

<sup>2</sup> Derselbe, Some Notes on the early Development of the Olfactory Organ of *Tropidonotus*. *Anatomischer Anzeiger*. Bd. V.

rückzubiegen, ob nämlich diese fadigen, senkrecht bis zur freien Fläche des Epithels aufstrebenden Gebilde für Endtheile des Nerven anzusprechen sind, so ist es mir bis jetzt nicht gelungen einen Zusammenhang mit Nerven vor die Augen zu bekommen, wenigstens nicht in meinen Präparaten. Dem gegenüber könnte man mich freilich auf den Holzschnitt verweisen, welchen Lenhossék giebt, wo ja aus der Riechschleimhaut der Maus diese Verbindung der „Riechzelle“ mit einer Faser des Olfactorius auf's schönste zu sehen wäre.<sup>1</sup> Allein die betreffende Abbildung hat für sich keine rechte überzeugende Kraft, da sie nicht die leiseste Andeutung über das Verhalten der geweblichen Umgebung enthält und sich so einer bestimmten Controle entzieht. Beruht sie aber trotzdem doch auf Thatsächlichem, so liegt immer noch die Vermuthung nahe, dass die angeblichen „Riechzellen“ zu den anderen, auf der gleichen Figur dargestellten, intercellulären „freien Nervenendigungen“ gehören können.

Und zu ferneren Zweifeln giebt mir dasjenige einige Berechtigung, was ich<sup>3</sup> über den histologischen Bau des Nervus olfactorius aufzuzeigen vermochte. Die „feinsten Fibrillen“, welche man bis dahin als das einzige den Nerven Zusammensetzende angesehen hatte und den Fäserchen des Axencylinders verglich, sind nach meiner Erfahrung nur ein Theil des Nerven, ein Gerüst- oder Faserwerk, das aus Längsstreifen, netzig verbunden, besteht und längliche Kerne besitzt. Das wesentliche Element des Nerven sei in den Hohlgängen des Maschenwerkes enthalten in Form eines hellen, homogenen, halbflüssigen Plasma's. Diesen Bau des Riechnerven habe ich dargethan vom Olfactorius der Amphibien (Landsalamander), Vögel (Amsel) und Säugethieren (Katze).

So weit in der Kenntniss vorgeschritten, prüfte ich mit aller Aufmerksamkeit die Stellen, wo die bindegewebige Schicht der Riechschleimhaut mit der epithelialen Lage zusammentrifft. Dort liess sich sehen, dass die dem Gerüstwerk des Nerven eigenen Fasern in ununterbrochenem Zusammenhang sich befinden mit dem Schwammwesen der epithelialen Elemente und das Hyaloplasma des Nerven in die gleiche Substanz der Zelle sich verliert. Dabei konnte aber auch unter Einwirkung von Chrom-Essigsäure sich die Erscheinung darbieten, als ob die Nervensubstanz — das Hyaloplasma — hin und wieder die Form erhärteter, heller Fäden angenommen habe.

Nach neueren von Anderen gemachten Ermittlungen lässt sich aber



Denn es scheint, dass das nervöse Plasma des zum Epithel herangetretenen Nerven allgemein sich dort intercellulär verliert, in Netzform oder als fadige Züge frei auslaufend.<sup>1</sup> Nachdem z. B. Zelinka und F. E. Schulze<sup>2</sup> marklose Nervenfasern eine Strecke weit in's Epithel der Lippenhaut von Fischen und in's Cornealepithel treten sahen, bald einzelne Fasern ohne Theilung, dann wieder mehrfach verästelte, mit vielfachen Knickungen, so zeigt jetzt Strong<sup>3</sup> ein geradezu erstaunlich dichtes, anscheinend da und dort geschlossenes Netzwerk, oder Endplexus von Nerven, in epithelialen Lagen auf, auch innerhalb der „Teste bulbs“ oder Becherorgane und wohl durchweg in intercellularer Verbreitung.

Nach Ehrlich (1886) wirkt Methylenblau auf den Axencylinder in der Weise, dass sich für die „Geschmacksknospen“ nicht eine continuirliche Verbindung zwischen Nerv- und „Geschmackszellen“ ergibt, sondern sie nur „per contiguitatem“ erfolge; auch in der Riechschleimhaut geschehe der Uebergang der Sinneszellen in die Nervenfibrillen ohne scharfe Grenze. Diese Angaben weichen stark ab von dem soeben Vorgebrachten, indessen sie sind auch ziemlich unsicher gehalten.

Hingegen meine ich, dass die Zeichnungen, durch welche Lenhossék<sup>4</sup> die Endigungsweise der Nerven in den Maculae und Cristae acusticae veranschaulicht, trotz des Fremdartigen, welches sie dem ersten Blick nach an sich haben, doch mit meinen Befunden sich vereinigen lassen. Freilich wäre hierzu nöthig, die Anwesenheit des Maschen- und Schwammwerkes in der unteren Zone des Epithels in Rechnung zu bringen, von dessen Dasein der letztgenannte Autor nichts zu wissen scheint. Gedachtes Schwammnetz entsteht zu Folge meiner Beobachtungen von drei Seiten her: durch Auffranzung der basalen Enden der Palissadenzellen, durch das

<sup>1</sup> Man wird es gegenüber neueren Autoren nicht ganz ungerechtfertigt finden können, wenn ich auch an dieser Stelle in Erinnerung bringe, dass die erste Ermittlung der Thatsache vom Eintreten der Nervenfasern aus dem bindegewebigen Boden in's Epithel von mir herrührt. (Froriep's Notizen, April 1850; die Abbildung hierzu im *Lehrbuch der Histologie*. 1857. S. 57. Fig. 31.) Der einzige Autor, welcher damals davon Notiz genommen hat, ist Max Schultze gewesen. (*Bau der Nasenschleimhaut*. 1862. S. 11.) Nicht besser erging es meinen Jahrzehnte danach veröffentlichten Mittheilungen, die sich ebenfalls auf die Seitenorgane von *Acerina* bezogen. (*Neue Beiträge zur anatomischen Kenntniss der Hautdecke und der Hautsinnesorgane der Fische*. 1879. Fig. 43 u. 44.) Dort sind wieder die in's Epithel aufsteigenden

Spongioplasma der Nervenröhren und drittens durch Ausläufer der „Wanderzellen“.

Meiner Methode der Untersuchung glückte nicht mehr als festzustellen, dass das Hyaloplasma oder die eigentliche Nervensubstanz in die Lücken des bezeichneten Schwammwesens eintritt und alsdann in streifiger Form zwischen den Zellen in die Höhe geht. Mehr leistet nun offenbar die Chrom-Silberbehandlung, um die Ausbreitung der nervösen Substanz vor die Augen zu bringen. Die schwarzen Figuren auf den Tafeln Lenhossék's haben für mich die Bedeutung einer Injection, welche die Räume des Maschennetzes erfüllt. Man begreift daraus sowohl die Verbreitung der nervösen Substanz nach der Fläche und wie deren Ausläufer sich zwischen die Zellen nach oben, zum Theil auch abwärts, verlieren, ferner auch das „Gewirr der horizontalen Fasern“: all dieses folgt aus dem Zusammenhang der Räume des Schwammwesens und ihrer Ausfüllung mit nervösem Hyaloplasma.

Der sehr sorgfältigen Arbeit, welche Hermann dem feineren Bau der Geschmacksorgane<sup>1</sup> gewidmet hat, glaube ich entnehmen zu können, dass hier ebenfalls an deren Basis ein Netz in derselben Weise entsteht, wie in der Crista acustica. An der Bildung des Netzes scheinen sich zu betheiligen die Stabzellen, dann tiefer liegende Zellen, endlich auch Wanderzellen, obschon freilich der Autor die Dinge etwas anders nimmt.

Und indem ich nochmals auf die Lenhossék'schen Figuren zurückkehre, so halte ich dafür, dass auch die dort sich findenden Nervenendigungen in den Becherorganen in gleicher Weise zu deuten sind. In das Schwammwesen an der Basis tritt das Hyaloplasma des Nerven ein und die Abbildungen geben die Injection der Räume, versinnbildlichen also gewissermassen Corrosionspräparate. Wenn ich anderwärts die „Scheiben“ unterhalb der Becherorgane vermuthungsweise mit gangliösen Anschwellungen des Nerven in Verbindung bringen wollte, so halte ich es jetzt für wahrscheinlicher, dass es wieder nur die Füllung des Schwammwerkes mit Nervensubstanz (Hyaloplasma) ist, welche unterhalb der Becherorgane sich verbreitet.

Die zwischen den Epithelzellen aufsteigenden Streifen hören nicht selten mit einem kleinen Knopf auf. Letzterem wäre ich geneigt eine Bildung anzuschliessen, die ich vor langer Zeit aus der Wurzelscheide der Tasthaare

Und diese Vermuthung könnte Anlass bieten auch der Vater'schen Körperchen hier noch in einer Beziehung zu gedenken. Wenn nämlich meine Ansicht zutrifft, dass dort der cylindrische Kolben eine Anschwellung des nervösen Hyaloplasma ist, so ließe sich vielleicht weiterhin annehmen, dass das eigenartige Faserwerk, welches in den betreffenden Körperchen der Vögel den Endkolben begleitet, durch Umbildung des Spongioplasma jener Zellen entstehe, welche der Aussenfläche des Innenkolbens angehören und sich von der Scheide des Nerven auf den Kolben fortsetzen. Schon bei meiner Erörterung des Baues der Vater'schen Körperchen bei der Taube<sup>1</sup> habe ich die Verwandtschaft der Fäserchen, die „ein etwelches starres Aussehen“ haben, zu bestimmen gesucht; sie erinnerten am meisten an die Fasern, welche bei Knochenfischen die Grundsubstanz des Ciliarbandes und der Iris bilden; auch wohl an Fasern, welche in der Wand der Schwimmblase vieler Fische sich finden. Später wies ich<sup>2</sup> auch darauf hin, dass besagtes feines Faseraystem „in äusserst geringer Menge“ zugegen sein könne. Obschon seitdem die Vater'schen Körperchen der Vögel vielfach untersucht worden sind, geht doch kein Autor auf die Natur und das Herkommen der eigenthümlichen Fäserchen ein: gewisse Figuren bei Carrière scheinen indessen für die eben geäußerte Ansicht zu sprechen.

---

Das Voraufgegangene bezog sich in der Hauptsache auf das intercelluläre Verhalten des nervösen Hyaloplasma. Nunmehr möchte ich zu der Frage, ob nicht auch intracellulär die Nervensubstanz endigen könne, einige Bemerkungen mir gestatten.

Bekannt ist physiologischerseits die Erscheinung, dass alle Theile des Organismus in Abhängigkeit zum Nervensystem stehen: „am Gemeingefühl nimmt Alles Antheil, was lebende Substanz heisst“. Unter zu Grunde legen gewisser Beobachtungen habe ich schon anderwärts vom Standpunkt der Morphologie die Ansicht geäußert, dass die Nervenmaterie mit dem Plasma der Zellsubstanz allorts im lebenden Körper in Mischung treten möge, was dann eine Art Erklärung für die berührte physiologische Erscheinung abgeben könnte.<sup>3</sup>

Für die Annahme, dass das nervöse Hyaloplasma, welches intercellulär noch nachweisbar ist, darüber hinaus als ein unsichtbares intracelluläres sich fortsetzen könne, dürfen meiner Meinung nach zwei Punkte erwogen werden.

Erstens steht der Vorstellung, dass ein solches Eindringen möglich sei die Beschaffenheit der Zellmembran nicht entgegen, da letztere zweifello,

---

<sup>1</sup> *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1853.

<sup>2</sup> Schnabel der Schnepfe. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. IV. In: *Zelle und Gewebe*, S. 196, Anmerkung 4, habe ich hinsichtlich dieses Vogels Beobachtungen von Nitzsch aus dem Jahre 1816 ans Licht gebracht, welche vollständig verschollen waren.

<sup>3</sup> Altes und Neues über Zellen und Gewebe. *Zoologischer Anzeiger*. 1888.

porös ist.<sup>1</sup> Die Umrandung des Zellkörpers geschieht nach dem, was ich zu beobachten vermochte, durch Verdichtung des Bälkchenwesens im Umfang des Zellkörpers.

Zweitens liesse sich als unterstützend heranziehen, dass von Seite Jener, welche die Wirkung von Reagentien auf die Nerven genauer verfolgten, die Ansicht ausgesprochen wird, dass es „zweifelhaft, ja unwahrscheinlich sei, ein Nerv werde immer aus gleich gebauten Molekeln zusammengesetzt“. Verbindet man mit diesem Gedanken die Thatsache, dass die schwarzen Fäden, welche durch die Chrom-Silbermethode zwischen den Epithelzellen aufgezeigt werden können, von eigenthümlicher zackiger Beschaffenheit sind, so könnte dies einen Wink geben, dass Fortsetzungen der Zacken zwar vorhanden sein mögen, aber wegen jetzt anders gearteter Natur nicht mehr hervortreten. Von gleicher Ursache könnte es auch abhängen, dass sich das Hyaloplasma der Punkt- und grauen Substanz der Nervencentren durch die bezeichneten Reagentien nicht schwärzt, überhaupt schwer färbbar ist.

Es liegen ausserdem Angaben vor, welche es wahrscheinlich erscheinen lassen, dass an manchen Stellen des Epithels, vielleicht auch nur in gewisser Lebenszeit, intracelluläre Nervenendigungen zugegen sind, und zwar von ganz bestimmter Form und Abgrenzung. Man vergleiche hierzu die auffallenden Beobachtungen, welche Pfitzner gemacht hat, wonach in der Epidermis junger Froschlaven die Basalzellen zwei Nervenfasern mit leichter knopfförmiger Anschwellung erhalten.<sup>2</sup>

Aus der Oberhaut der Larven von *Pelobates* und *Hyla* habe ich Zellen angezeigt, die durch eigenartigen fadigen Inhalt bemerkbar werden und mir bekannt geworden waren, bevor ich auf die vorangegangene, trotz des

<sup>1</sup> Zu den sinnenfälligen Beispielen, welche die Porosität der „Zellmembran“ aufzeigen, gehören auch die Structurverhältnisse, welche sich mir an den Zungendrüsen von *Pelobates* darbieten. Dort sah man in der Tiefe des Follikelepithels nicht bloss die Inter-cellulargänge in scharfer Ausprägung, sondern man vermochte auch die Ausmündungen von Lückengängen festzustellen, welche im Innern des Zellkörpers ein Netz bilden und bezüglich derer zu verfolgen war, dass sie sich in die Inter-cellulargänge öffnen. (*Zelle und Gewebe*. S. 111. Taf. I. Fig. 21.) Früher schon hatte ich an den Speicheldrüsen der Schlangen die „Secretionsröhrchen“ als Inter-cellulargänge erkannt. (*Archiv für mikroskopische Anatomie*. 1873.) Das bei *Pelobates* Ermittelte geht um einen Schritt weiter. (Vergl. auch: Intra- und intercelluläre Gänge. *Biologisches Centralblatt*. 1891. Bd. X.) Den Autoren, welche in letzter Zeit über „Secretcapillaren“ sich verbreiten, scheinen meine Mittheilungen unbekannt geblieben zu sein.

interessanten Inhaltes unbeachtet gebliebene, Arbeit von Eberth<sup>1</sup> aufmerksam wurde.

Pfitzner untersuchte alsdann mit der Goldmethode auch diese Zellen „und machte die höchst merkwürdige Entdeckung, dass die fraglichen Gebilde nichts geringeres als intracelluläre Nervenendigungen seien“. Ich hatte den Elementen in der Haut der Batrachierlarven einstweilen den Namen „Byssuszellen“ beigelegt und wer die Untersuchung wieder aufnimmt, wird wohl nicht umhin können, die Gründe zu prüfen, auf welche ich meine Deutung zu stützen suchte.

Nachfolgenden Beobachtern geschieht vielleicht ein Gefallen, wenn darauf hingewiesen wird, dass in unbezweifelbaren Nervenendzellen Körper spezifischer Art vorkommen können, die auch in den gleichen Kreis organischer Bildungen gehören mögen. Ich beschrieb solche aus einer Gruppe niederer Krebse.<sup>2</sup> Dort enthält das Ende jenes Nerven, welcher aus der Seitenfläche der Hirnganglien den Ursprung nimmt und am Seitenrand des Kopfschildes heraufgeht (bei *Daphnia*, *Sida* u. A.), in den Endzellen eigenthümliche Körper, verschieden in der Form nach den Gattungen, aber darin miteinander übereinstimmend, dass sie das Licht stark brechen und daher ein dunkelrandiges Aussehen haben. Später habe ich, nebenbei gesagt, die betreffenden Nerven als „muthmassliches Gehörorgan“ zu deuten unternommen.<sup>3</sup>

In Anbetracht derartiger Vorkommnisse meine ich die Frage aufwerfen zu können, ob nicht in den bedeutsamen Arbeiten, welche Hesse<sup>4</sup> in jüngster Zeit über die Organe der Lichtempfindung veröffentlicht hat, manche Befunde im Bau der „lichtwahrnehmenden Theile“ und „Sehzellen“ ebenfalls als etwas Verwandtes hier angereicht werden dürfen.

Und da wir zugestehen müssen, dass wir uns einstweilen noch tastend auf dem bezeichneten Gebiete bewegen, so mag der Wunsch nicht unterdrückt werden, dass auch Mittheilungen von mir über Sinneshaare der Arthropoden, z. B. zuletzt jene über die Riechfäden und den „Giftstachel“ des *Argulus*, der Nachprüfung mit neueren Methoden unterworfen werden mögen. Vielleicht lassen sich auch dort gewisse Umwandlungen des nervösen Hyaloplasma im Einzelnen erkennen.

<sup>1</sup> Eberth, Zur Entwicklung der Gewebe im Schwanz der Froschlarven. *Archiv für mikr. Anatomie*. 1866.

<sup>2</sup> *Naturgeschichte der Daphniden*. 1860. — Zu vergleichen auch: *Bau des thierischen Körpers*. S. 97.

<sup>3</sup> Geruchs- und Gehörorgane der Insecten. *Dies Archiv. Anat. Abthlg.* 1860. S. 310.

<sup>4</sup> Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen

Giebt es auch eine Endigung der Nerven im Kern der Zelle?

Bekanntlich hat ein Beobachter früher einmal berichtet, dass in der Haut der Froschlärven die Nervenfasern sich in die Kerne der Epithelzellen verlieren, welche Angabe von Anderen für eine Täuschung erklärt worden ist und ich selber war bisher ebenfalls ausser Stand sie zu bestätigen. Aber trotzdem erlaube ich mir eine gelegentlich gemachte Wahrnehmung, die doch auf etwas Aehnliches hinauszulaufen scheint, hier anzuführen. Im Gefolge zoologischer Beschäftigungen, indem ich über den Bau der Schallblasen von *Rana fusca* handelte,<sup>1</sup> war zu berichten: „An den noch flimmerlosen Zellen dieser Gegend sind mir zum ersten Mal, nach Maceration des Epithels in doppeltchromsaurer Kalilösung, Bilder aufgestossen, welche auf einen Zusammenhang feinsten Fäden (Nervenausläufer) mit dem Kernkörperchen der Zelle hindeuten scheinen.“ Weiter verfolgt habe ich damals die Sache allerdings nicht.

---

In das Kapitel über das Verhalten des Spongioplasma und Hyaloplasma der Nervenröhre an ihrem Ende fällt endlich noch die Frage, auf welche Weise sich Nerv und Muskel histologisch verbinden. Die eigenen hierauf gerichteten Studien haben mich zu Wahrnehmungen geführt, welche im Einklang mit dem bisher dargelegten Grundgedanken stehen. Das tatsächlich Erkennbare wies darauf hin, dass das Spongioplasma der Nervenröhre in das Netzwerk des Muskels und andererseits das Hyaloplasma in die homogene Zwischensubstanz übergeht. Man durfte daraus die physiologische Folgerung ziehen, dass nicht das festere Netzwesen des Muskels der Sitz der Contractilität sei, sondern diese Thätigkeit an die halbflüssige, homogene Materie sich binde, welche sich dazwischen befindet. Die Begründung dieser Annahme habe ich seiner Zeit ausführlich gegeben.<sup>2</sup> Und dass auch Anderen diese Ansicht sich aufdrängte, ersieht man z. B. aus einem Aufsatz von Gehuchten, welcher nach mir ebenfalls sich dahin erklärt, dass das, was man bisher als Zwischensubstanz betrachtet habe, das eigentlich allein contractile Element der Muskelfasern sei.<sup>3</sup>

In zahlreichen bildlichen Darstellungen Anderer, welche über die Nervenendigung in den Muskeln handeln, vermag ich freilich kaum einen Anschluss an das, was ich sehe, zu finden, wie mir scheint aus dem Grunde, weil die Untersuchung nicht an dem Punkte angekommen war, wo die

---

<sup>1</sup> *Anure Batrachier der deutschen Fauna*. 1877. S. 126.

Möglichkeit gegeben ist, die Frage schärfer in's Auge zu fassen. Immerhin will es mich bedünken, dass da und dort in fremden Mittheilungen gewisse Hinweise sich doch in meinem Sinne zurecht legen lassen. Nach Flesch z. B. besteht ein an Anastomosen<sup>1</sup> reicher Plexus von Nervenfasern mit geschlossenen Maschen, aber es sei nicht gelungen die Endigung der Nerven „bis zur quergestreiften Substanz“ zu ermitteln. Und doch meine ich, die Figuren der Abhandlung, welche darthun sollen, dass die Nervenfasern in's Bindegewebe der Bündel übergehen, so auslegen zu können, dass es nur das Spongioplasma der Nerven sei, welches in's Bindegewebe übertritt und der weitere Schluss wäre dann abermals, dass das nervöse Hyaloplasma mit dem Hyaloplasma des Muskels zusammenfliessen würde.

---

In dem Vorangegangenen habe ich mich von Neuem darüber geäußert, welches Element im Nervengewebe als reizleitendes in erster Linie zu betrachten ist. Und wie ich glaube gezeigt zu haben, ruht meine Ansicht auf der Feststellung wirklich beobachteter Structurverhältnisse. Möge auch bei ferneren, immer tiefer in den Gegenstand eindringenden Forschungen, der von mir ausgesprochene Gedanke ein unabweisbarer bleiben!

---

<sup>1</sup> Flesch, *Zur Kenntniss der Nervenendigung in den quergestreiften Muskeln des Menschen*. Bern, 1885.

Fig. 1.

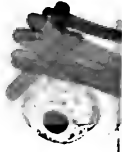


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 19.

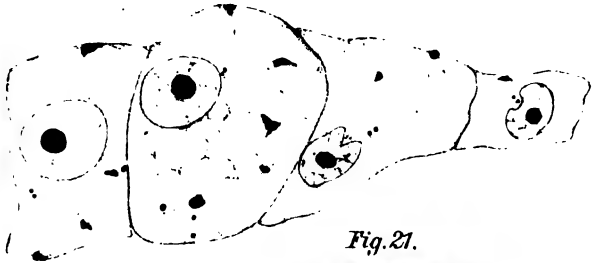


Fig. 20.



Fig. 21.

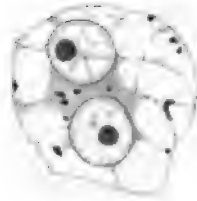


Fig. 25.



Fig. 24.



Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 26.

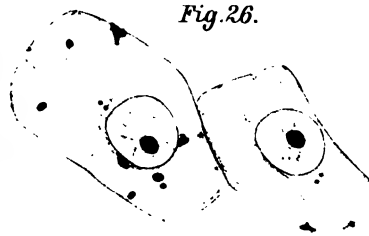


Fig. 27.





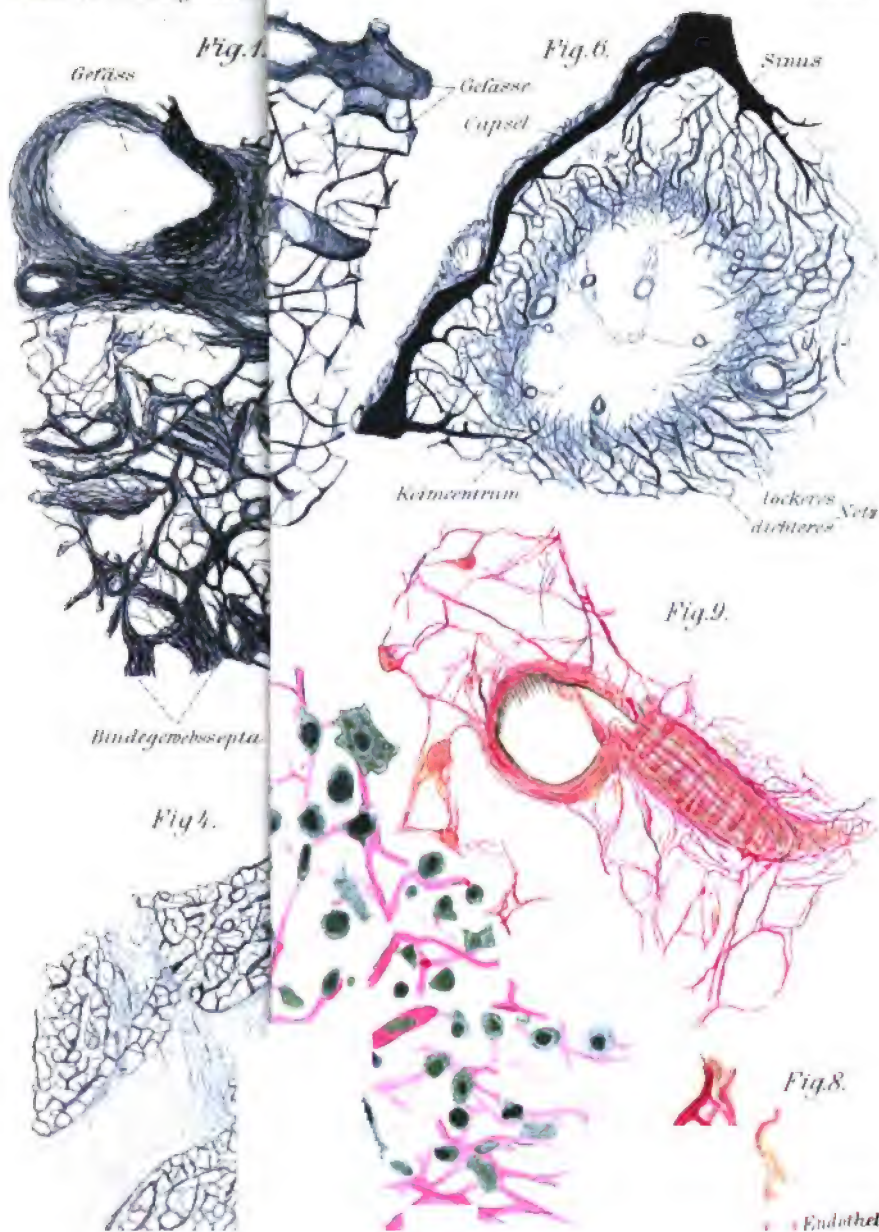




Fig 10

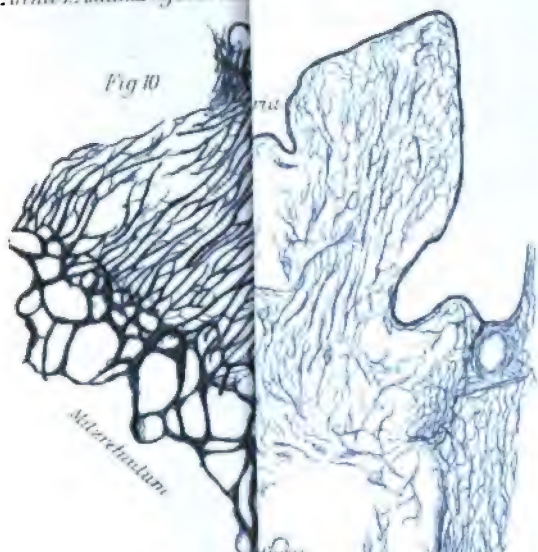


Fig 12



Fig 13

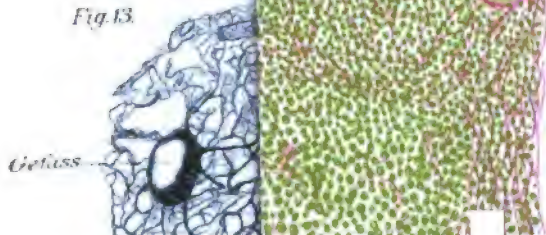


Fig 18.



Fig 19.





ischen

Fig. 6.



Fig. 5.



Fig. 3.

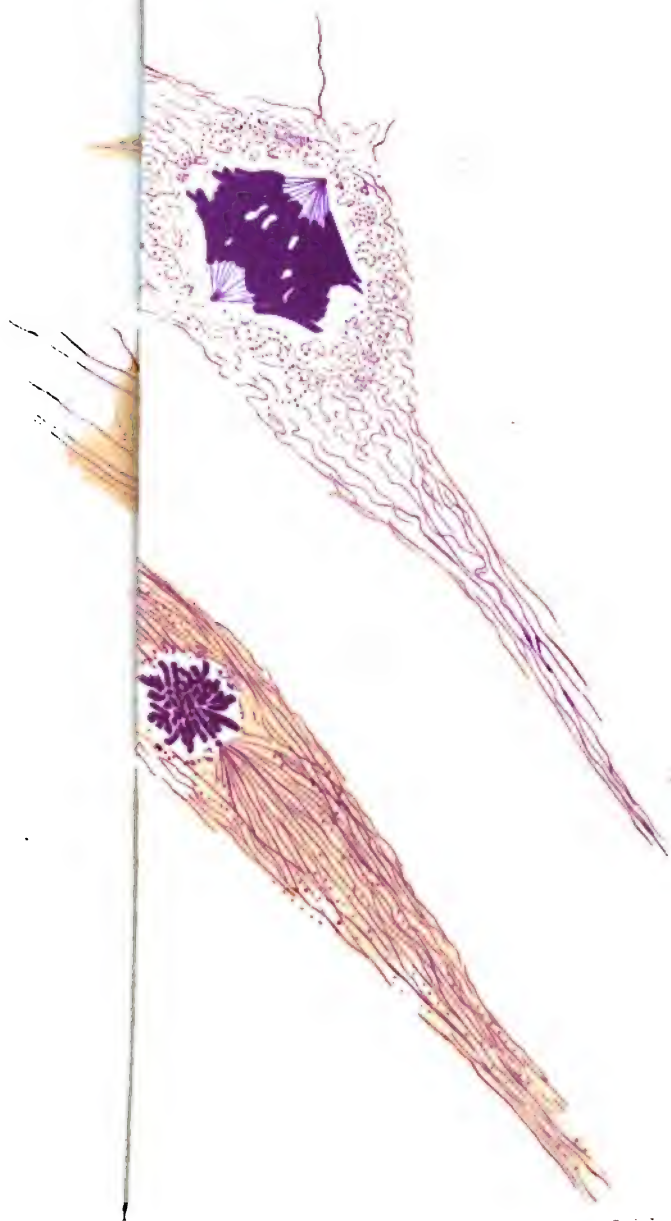


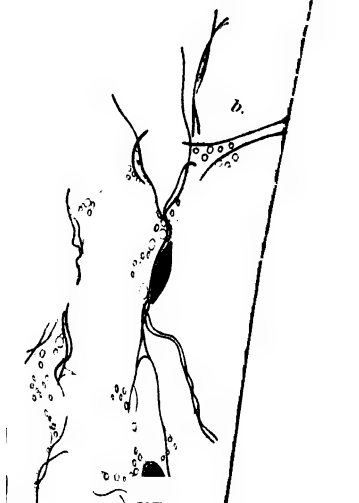
*Tubulus*  
*contortus*



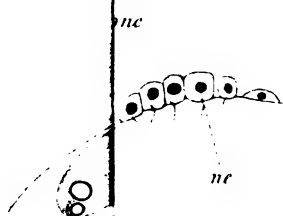
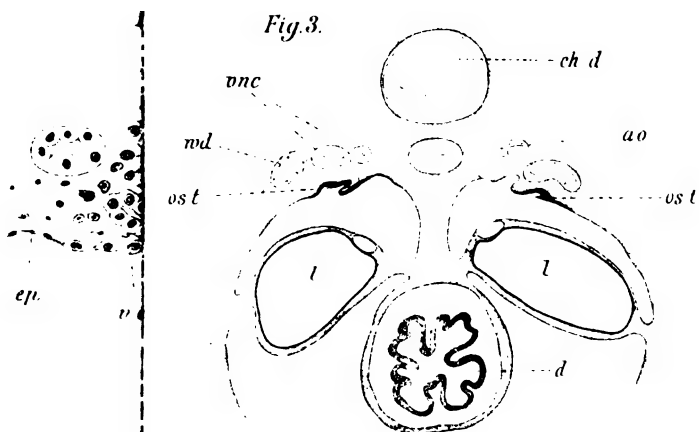
lat. Anst v EA. Frankfurt Leipzig

*Fig. 3.*

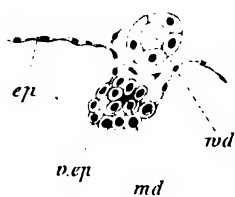




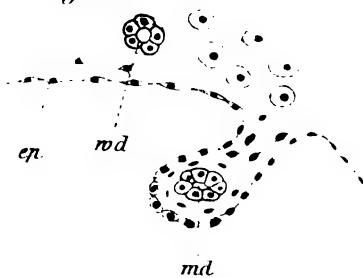




*Fig. 8.*



*Fig. 7.*



*Fig. 12.*

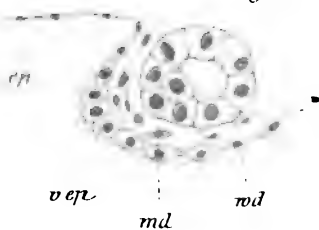


Fig. 13.

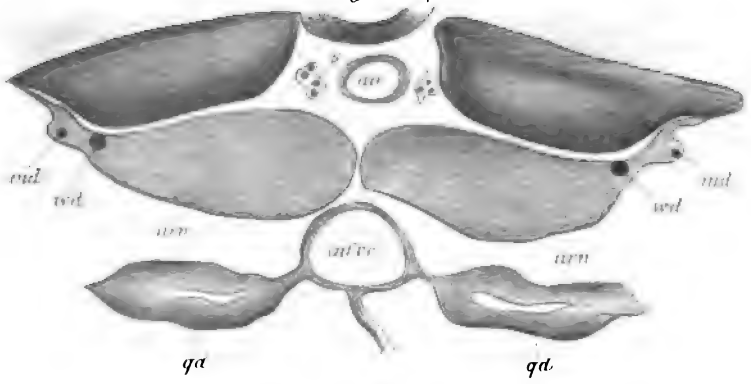


Fig. 14.



Fig. 16.

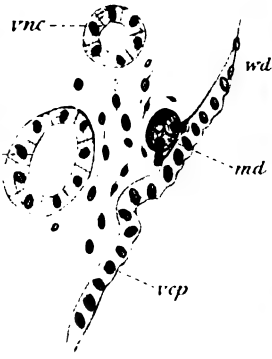


Fig. 15.

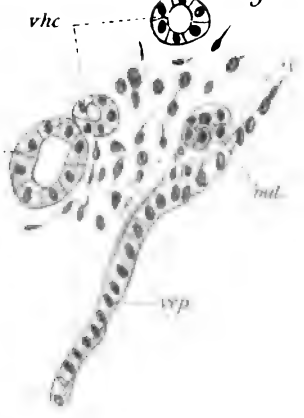


Fig. 18.

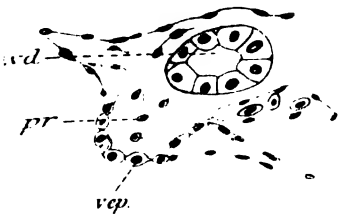


Fig. 20.

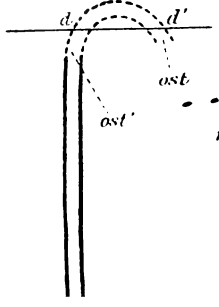


Fig. 19.



Fig. 17.

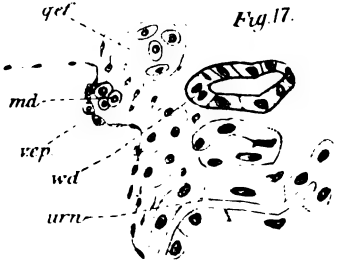
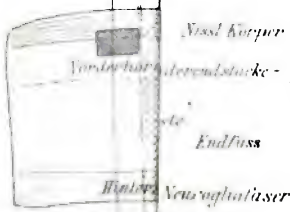


Fig. 1.



9

Fig. 9.



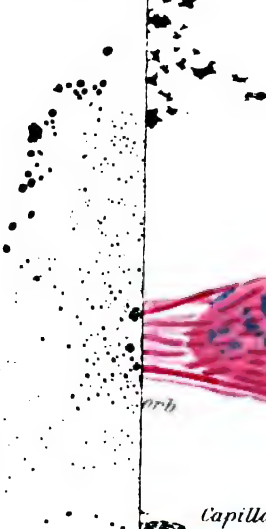
Dendrit

Axencylinder,  
endstücke

Fig. 10.

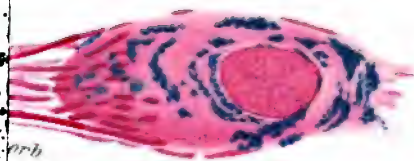
— Ursprungshügel

Fig. 3.



Axencylinderfortsatz

umspannene Trapezkerazelle



Protoplasmafortsatz

Capillaren mit rot Blutkörperchen



Fig. 13.

Fig. 6.



nucleol.

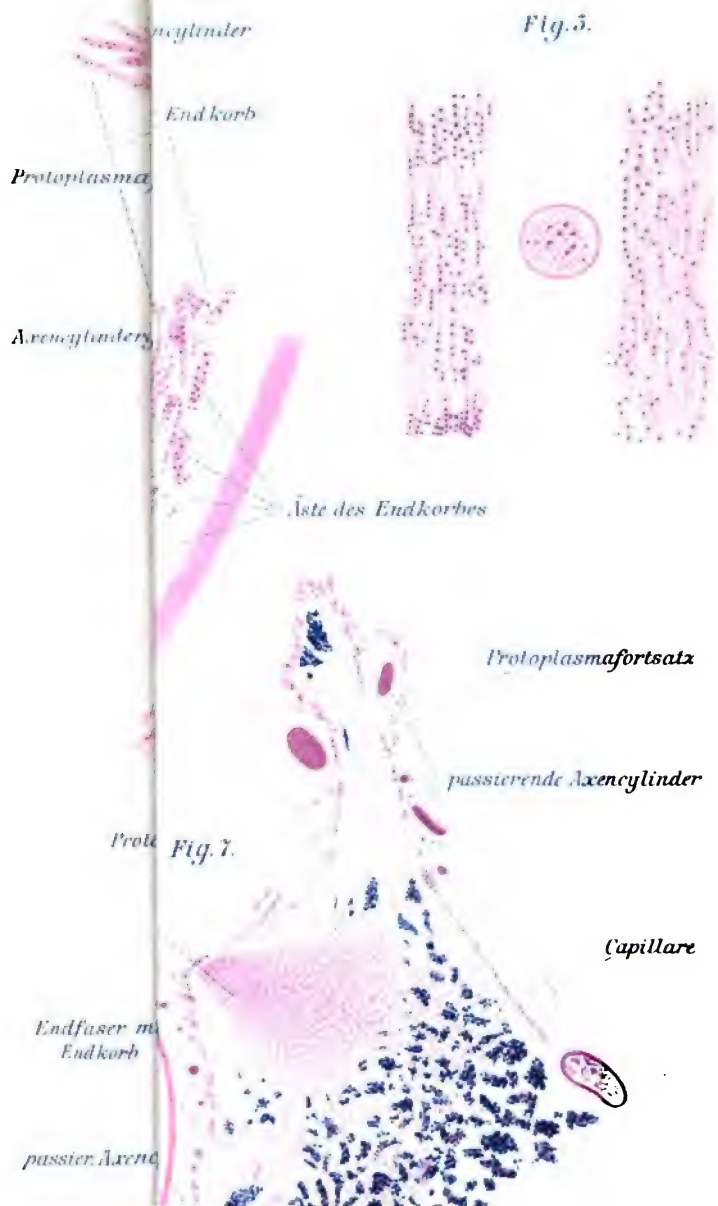




Fig. 1



Fig. 9



Fig. 11

Axencylinder mit Endgewebe

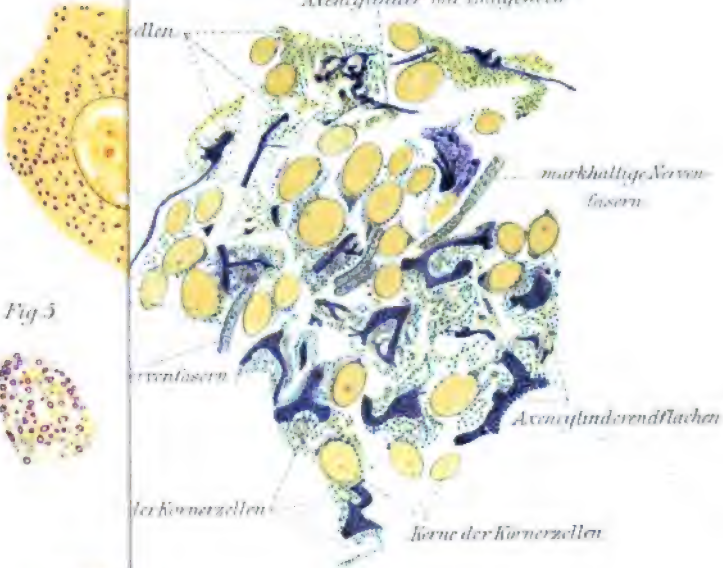
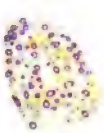


Fig. 5



Axencylinder  
geflecht



Fig. 12

Schrumpfungsraum



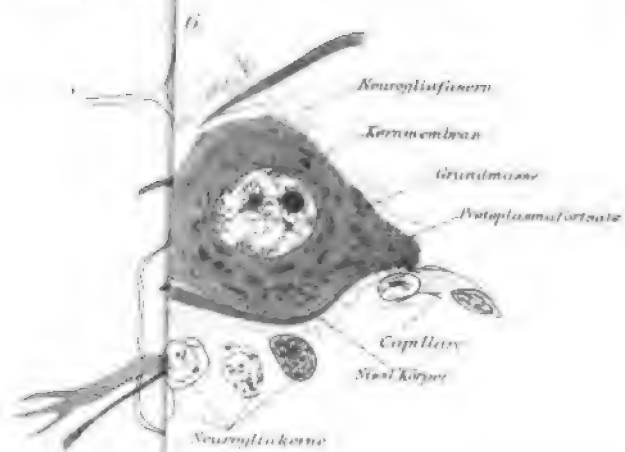


Fig. 7

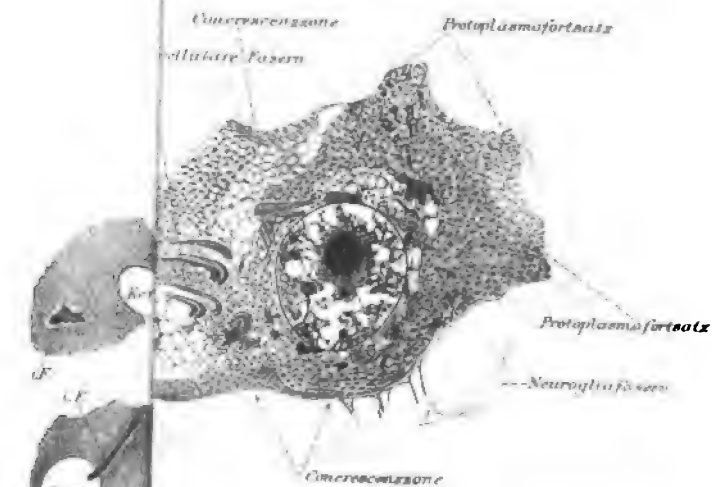


Fig. 8





Fig. 1.

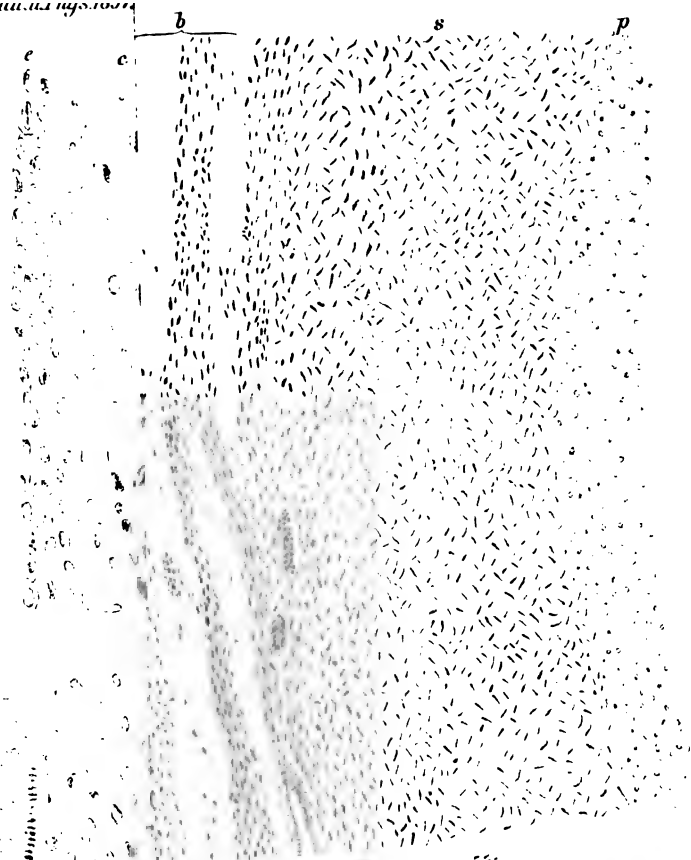
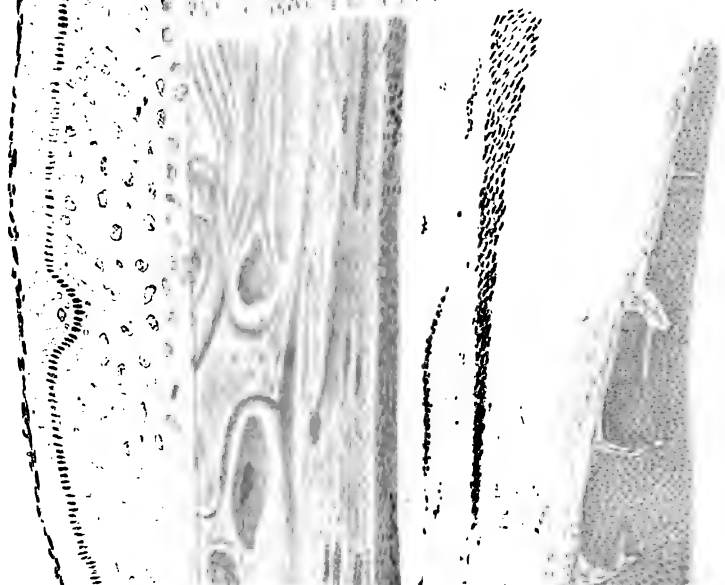


Fig. 3.





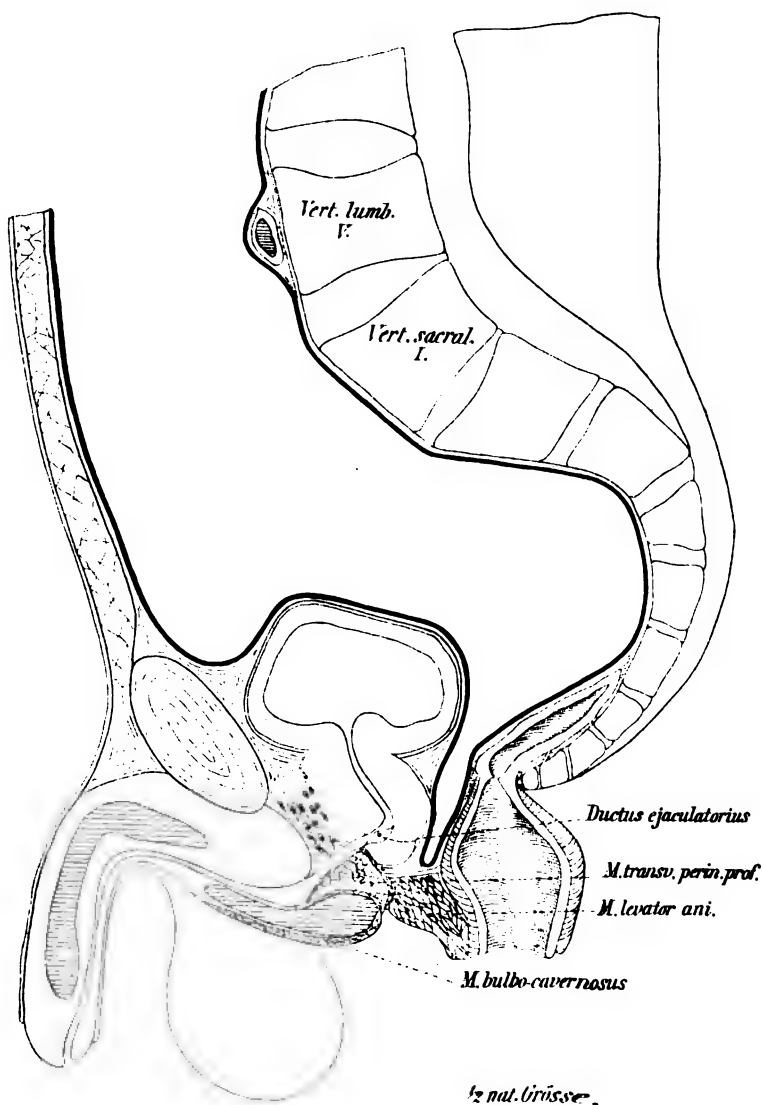
*Fig. 6.*

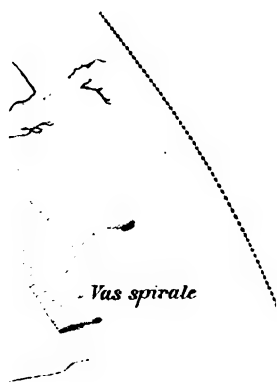


*Fig. 7.*



*b*





*rinne des angeschnittenen  
Schneckenganges.*





Fig.



Fig. 6.

Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 11.



Fig. 10.



Fig. 14.



Fig. 13.



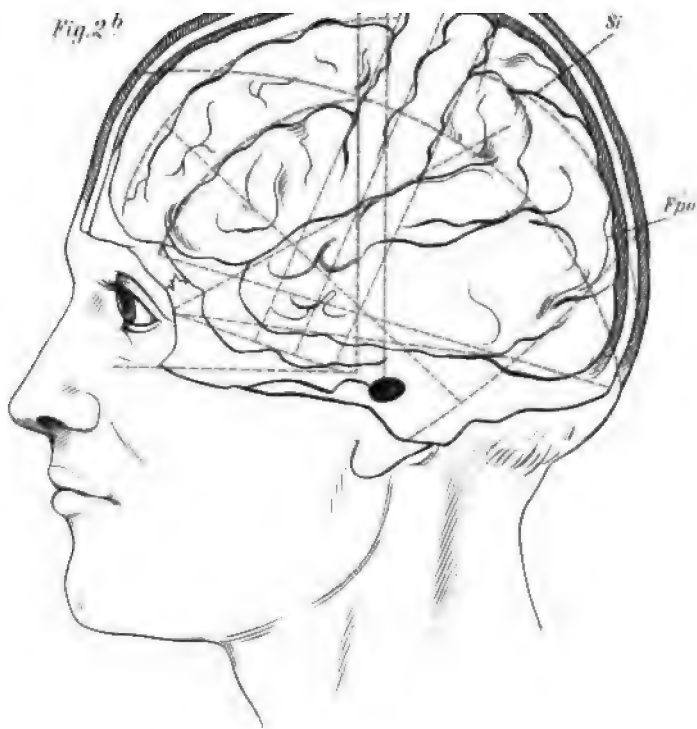




*Fig. 2.*



*Fig. 2<sup>b</sup>*



*Fig. 3<sup>b</sup>*

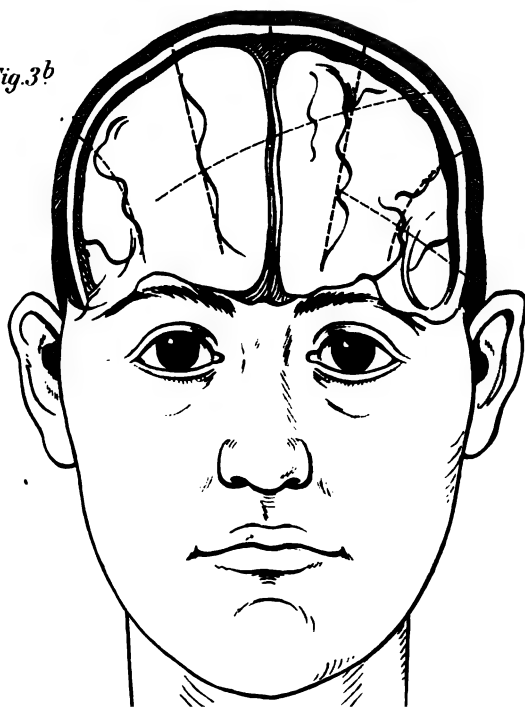




Fig. 4.

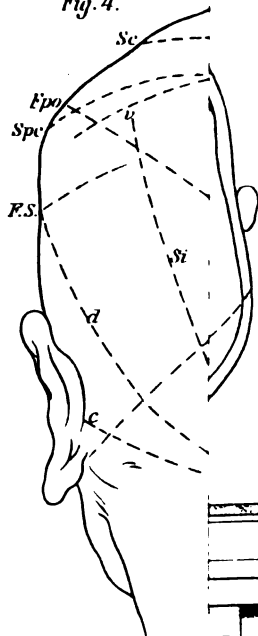


Fig. 5b

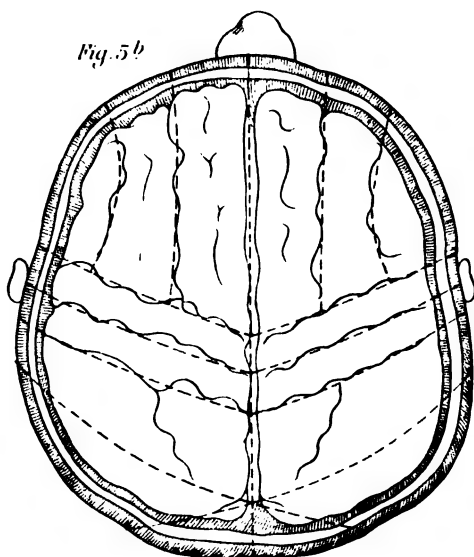
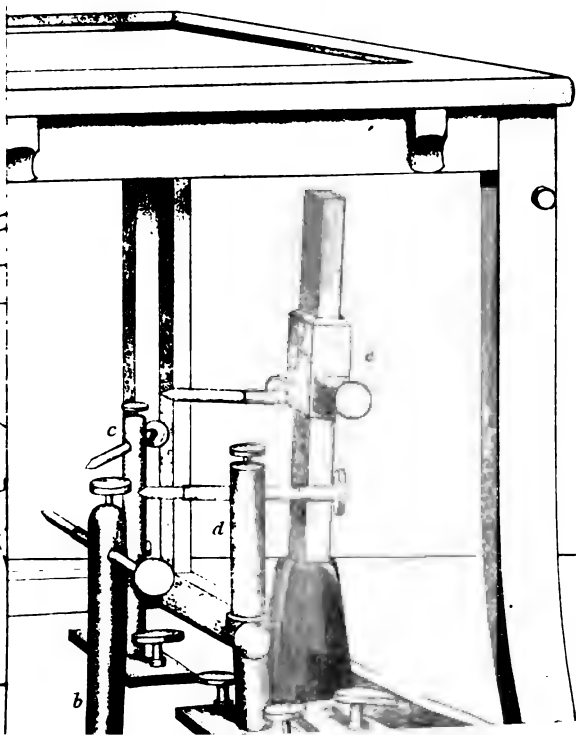
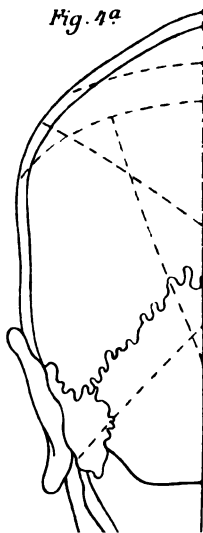
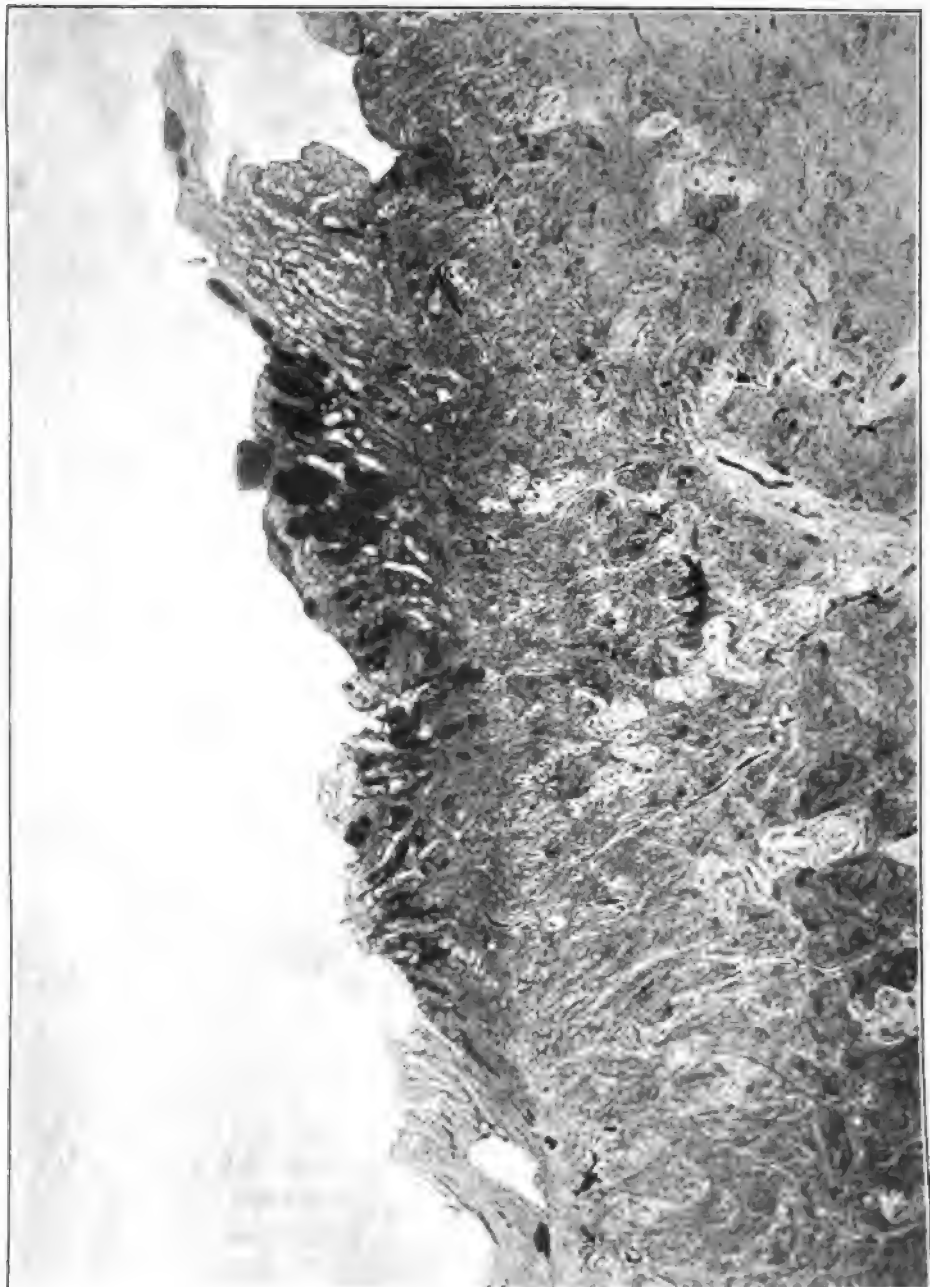


Fig. 4a





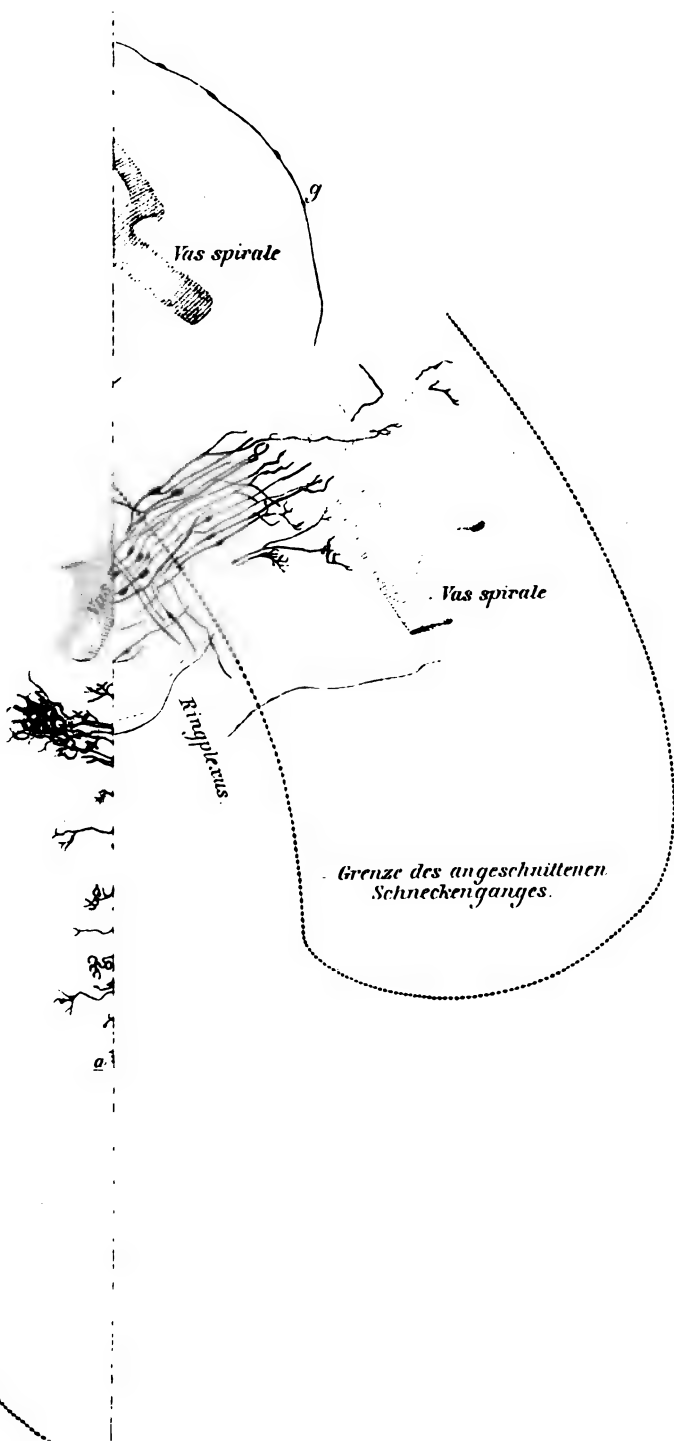




Fig.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 11.



Fig. 10.

Fig. 14.



Fig. 13.



*Fig. 2.*

*Sfs* -

*Sfi* -

*c*

**G-**

***b*** $\dot{a}$ 

Fig. 2b

Si

*Fpo*

*Fig.3<sup>b</sup>*



Fig. 4.

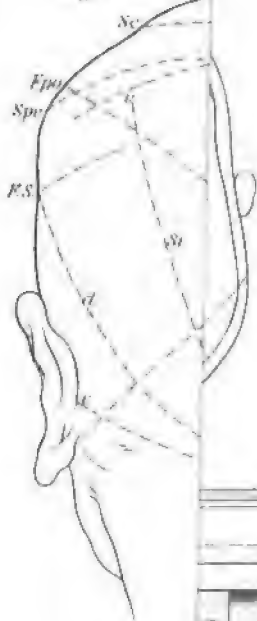


Fig. 5b

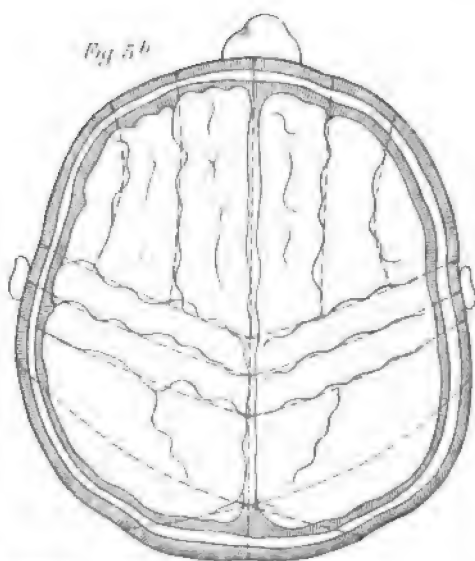


Fig. 7a

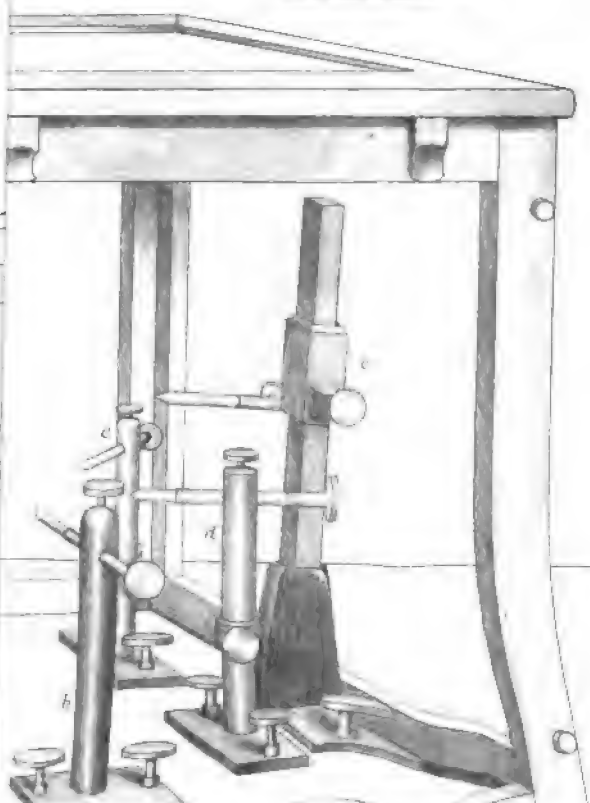




Fig. 7.

Fig. 8.



MAY 11 1897 ARCHIV

73.83.  
FÜR

# ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

FORTSETZUNG DES VON REIL, REIL u. AUTENRIETH, J. F. MECKEL, JOH. MÜLLER,  
REICHERT u. DU BOIS-REYMOND HERAUSGEGEBENEN ARCHIVES.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. WILHELM HIS,

PROFESSOR DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG,

UND VON

DER PHYSIOLOGISCHEN GESELLSCHAFT ZU BERLIN.

JAHRGANG 1897.

== ANATOMISCHE ABTHEILUNG. ==

ERSTES UND ZWEITES HEFT.

MIT NEUNUNDVIERZIG ABBILDUNGEN IM TEXT UND VIER TAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON VEIT & COMP.

1897.

*Zu beziehen durch alle Buchhandlungen des In- und Auslandes.*

(Ausgegeben am 9. April 1897.) Digitized by Google

# Inhalt.

	Seite
WILHELM HIS, Ueber den Keimhof oder Periblast der Selachier. Eine histogenetische Studie. I. . . . .	1
M. v. LENHOSSÉK, Beiträge zur Kenntniss der Zwischenzellen des Hodens. (Hierzu Taf. I.) . . . . .	65
R. ALTMANN, Die vitalen Leistungen des Organismus . . . . .	86
RUDOLF FICK, Bemerkungen zu M. Heidenhain's Spannungsgesetz . . . .	97
ERWIN HOEHL, Zur Histologie des adenoiden Gewebes. (Hierzu Taf. II u. III.)	133
GEORG RÜHLE, Ueber die Membrana propria der Harncanälchen und ihre Beziehung zu dem interstitiellen Gewebe der Niere. (Hierzu Taf. IV.) . . .	153

---

Die Herren Mitarbeiter erhalten *vierzig* Separat-Abzüge ihrer Beiträge gratis.

Beiträge für die anatomische Abtheilung sind an

Professor Dr. Wilhelm His in Leipzig,

Beiträge für die physiologische Abtheilung an

die Physiologische Gesellschaft zu Berlin,

zu Händen des Herrn Professor H. Thierfelder, Berlin W., Kleiststr. 6

portofrei einzusenden. — **Zeichnungen** zu Tafeln oder zu Holzschnitten sind auf vom **Manuscript** getrennten Blättern beizulegen. Bestehen die Zeichnungen zu Tafeln aus einzelnen Abschnitten, so ist, **unter Berücksichtigung** der Formatverhältnisse des Archives, denselben eine **Zusammenstellung**, die dem Kupferstecher oder Lithographen als Vorlage dienen kann, beizufügen.

7353

# ARCHIV

G. 1 1357

FÜR

## ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

FORTSETZUNG DES VON REIL, REIL U. AUTENRIETH, J. F. MECKEL, JOH. MÜLLER,  
REICHERT U. DU BOIS-REYMOND HERAUSGEGEBENEN ARCHIVES.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. WILHELM HIS,

PROFESSOR DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG,

UND VON

DER PHYSIOLOGISCHEN GESELLSCHAFT ZU BERLIN.

JAHRGANG 1897.

== ANATOMISCHE ABTHEILUNG. ==

DRITTES UND VIERTES HEFT.

MIT ACHT TAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON VEIT & COMP.

1897.

*Zu beziehen durch alle Buchhandlungen des In- und Auslandes.*

(Ausgegeben am 30. Juli 1897.)

Digitized by Google

# I n h a l t.

	Seite
W. FLEMMING, Ueber die Entwicklung der collagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugethieren. (Hierzu Taf. V u. VI.) . . . . .	171
J. F. GEMMILL, Ueber die Entstehung des Müller'schen Ganges in Amphibien. (Hierzu Taf. VII u. VIII.) . . . . .	191
FRANZ KREIBEL, Noch einmal zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Menschen. (Eine Erwiderung auf Nagel's gleich betitelten Aufsatz.) . . .	201
HANS HELD, Beiträge zur Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. Zweite Abhandlung. (Hierzu Taf. IX—XII.) . . . . .	204

---

Die Herren Mitarbeiter erhalten *vierzig* Separat-Abzüge ihrer Beiträge gratis.

**Beiträge für die anatomische Abtheilung sind an**

Professor Dr. Wilhelm His in Leipzig,

**Beiträge für die physiologische Abtheilung an**

**die Physiologische Gesellschaft zu Berlin**

zu Händen des Herrn Professor H. Thierfelder, Berlin W., Kleiststr. 6

portofrei einzusenden. — **Zeichnungen** zu Tafeln oder zu Holzschnitten sind auf **vom Manuscript getrennten** Blättern beizulegen. Bestehen die Zeichnungen zu Tafeln aus einzelnen Abschnitten, so ist, **unter Berücksichtigung** der Formatverhältnisse des Archives, denselben eine **Zusammenstellung**, die dem Lithographen als Vorlage dienen kann, beizufügen.

Anatomische Abtheilung.

1897. V. u. VI. Heft.

JAN 6 1898 ARCHIV

7383

FÜR

# ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

FORTSETZUNG DES VON REIL, REIL U. AUTENRIETH, J. F. MECKEL, JOH. MÜLLER,  
REICHERT U. DU BOIS-REYMOND HERAUSGEGEBENEN ARCHIVES.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. WILHELM HIS,

PROFESSOR DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG,

UND

DER PHYSIOLOGISCHEN GESELLSCHAFT ZU BERLIN.

JAHRGANG 1897.

== ANATOMISCHE ABTHEILUNG. ==

FÜNFTES UND SECHSTES HEFT.

MIT SECHSZEHN ABBILDUNGEN IM TEXT UND NEUN TAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON VEIT & COMP.

1897.

Mit einer Beilage: *Dermatologisches Centralblatt.* Erster Jahrgang. Nr. 1.



# Inhalt.

	Seite
PAUL DÖMÉNY, Entwicklung und Bau der Bursae mucosae. (Hierzu Taf. XIII u. XIV.) . . . . .	295
W. v. BRUCHTEREW, Ueber die Kerne der mit den Augenbewegungen in Beziehung stehenden Nerven (des Oculomotorius, Abducens und Trochlearis) und über die Verbindung derselben unter einander. . . . .	307
F. P. TRAEGER, Ueber abnormen Tiefstand des Bauchfelles im Douglas'schen Raume beim Manne. (Hierzu Taf. XV.) . . . . .	316
F. LEYDIG, Einige Bemerkungen über das Stäbchenroth der Netzhaut . . . .	335
HANS HELD, Eine Kühl- und Wärmevorrichtung am Mikrotom für Paraffinschnitte	345
HANS HELD, Zur Kenntniss der peripheren Gehörleitung. (Hierzu Taf. XVI.) .	350
GUNNAR NYSTRÖM, Ueber die Lymphbahnen des Herzens. (Hierzu Taf. XVII.) .	361
WALTER KRAUS, Zur Topographie der Windungen, Furchen und Ganglien des Grosshirns. (Hierzu Taf. XVIII u. XIX.) . . . . .	379
WILHELM HIS, Die Umschliessung der menschlichen Frucht während der frühesten Zeiten der Schwangerschaft. (Hierzu Taf. XX u. XXI.) . . . . .	399
F. LEYDIG, Der reizleitende Theil des Nervengewebes . . . . .	431

---

Die Herren Mitarbeiter erhalten *vierzig* Separat-Abzüge ihrer Beiträge gratis.

Beiträge für die anatomische Abtheilung sind an

Professor Dr. Wilhelm His in Leipzig,

Beiträge für die physiologische Abtheilung an

Professor Dr. Th. W. Engelmann in Berlin N.W., Dorotheenstr. 35

portofrei einzusenden. — **Zeichnungen** zu Tafeln oder zu Holzschnitten sind auf **vom Manuscript getrennten** Blättern beizulegen. Bestehen die Zeichnungen zu Tafeln aus einzelnen Abschnitten, so ist, **unter Berücksichtigung** der Formatverhältnisse des Archives, denselben eine **Zusammenstellung**, die dem Lithographen als Vorlage dienen kann, beizufügen.







*Acme*  
Bookbinding Co., Inc.  
300 Summer Street  
Boston, Mass. 02210



3 2044 093 344 463



